



Naturalis

Repositorio Institucional

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Efectos de la degradación del hábitat sobre la composición del ensamble de anuros del bosque atlántico en Misiones (Argentina)

Gangenova, Elena

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Marangoni, Federico

Co-dirección: Williams, Jorge D.

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

2017

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20170804001548>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

Trabajo de Tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales



Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

“EFECTOS DE LA DEGRADACIÓN DEL HÁBITAT SOBRE LA COMPOSICIÓN
DEL ENSAMBLE DE ANUROS DEL BOSQUE ATLÁNTICO EN MISIONES
(ARGENTINA)”



La vida en la selva. Florencia Bohtlingk

Lic. Elena Gangenova

Directores Dr. Federico Marangoni y Prof. Jorge D. Williams

2017

A Beatriz, Oscar y Amalia.

A Ade y Salva.

A mis raíces

....y mis frutos.

AGRADECIMIENTOS

Durante el proceso de aprendizaje que fue esta tesis, conocí sobre ciencia, sobre la maternidad y la vida. Agradezco profundamente a los que en este tiempo caminaron conmigo.

A Conicet, por permitirme poder dedicar mi tiempo a esta tesis y al Instituto de Biología Subtropical por brindarme el lugar de trabajo.

A Dardo Martí, Diego Baldo y Federico Marangoni, estaré eternamente agradecida por abrirme las puertas del LGE y creer, aun sin conocerme, que podía llevar a cabo esta tesis.

A Federico Marangoni, mi director, por haber confiado en mi forma de trabajar, por permitirme hacerlo con total libertad y, principalmente por mostrarme que además de ser un gran profesional, es una gran persona. A mi codirector Jorge Williams, por su colaboración continua aun estando a kilómetros de distancia.

A Diego Baldo por el aguante, por contestar mis preguntas y por su invaluable conocimiento sobre las larvas del Bosque Atlántico, que me permitió descifrar el enigma que planteaba la identificación larval. A los chicos del IBS Posadas por la calidez con la que siempre me recibieron.

A todos mis compas del IBS Iguazú, por hacer que el día a día en el subtropico no sea extremo, sino un espacio ameno, con mates, risas, comidas.... ilusiones y desilusiones compartidas. Muy especialmente a mis amigas Doctoras Caro, Lu y Viole. Compartir este doctorado con ellas tornó todo de otro color. A Gaby Adorno, por amenizar el trabajo de campo de una manera formidable, combinando nuestras caminatas por la selva misionera con su hermoso relato sobre la maternidad. A Federico Marangoni, Diego Bombelli, Ariel Tombo, Anabella Malagamba, Florina, Diana y Paul Butanesky y los guardaparques del destacamento Uruzú y del Parque Nacional Iguazú por su valiosa colaboración en las campañas.

A mis padres, muy especialmente, por cuidarme siempre y criarme con amor. Por educarme, ayudarme a seguir una carrera universitaria y respetar cada una de mis decisiones, aun cuando eso implique que sus nietos crezcan a 1600 kilómetros de distancia. A mi mamá voy a agradecerle toda la vida su cuidado conmigo y ahora con Salva y Ade, y el haberme enseñado tanto con su ejemplo. A mi hermana Ama y a Rena, les agradezco su amor incondicional.

A Ati, por ser mi compañero de vida, con quien sin querer creamos un hogar, un mundo, para las dos almas más hermosas que pudieran venir. Porque después de mudanzas de barrio, de ciudad, de provincia; de accidentes de bici, de auto y erizo; de casas arregladas y desvalijadas, de conocer lugares y personas hermosas, nos elegimos cada día. Por el apoyo físico, material y espiritual que me brindó para poder realizar esta tesis. Como muchas cosas de nuestra vida, haber llegado hasta acá, es también un logro compartido. Por tu energía, porque aun en los momentos más duros que vivimos, con Ade, me sacaste una sonrisa. Gracias por la magia.

A mis niños, por su paciencia. Y por mostrarme el sentido de la vida.

A mis amigos, elucubradores de teorías sobre la lógica de la vida. A ellos, por alimentar mi espíritu. A mi amiga Noe por guiarme y resolver mis cosas en la distancia, especialmente por nunca decirme un “no puedo”.

Al monte, porque en las noches empecé a caminarlo con miedo, y terminé sintiéndome protegida. A la Chero por no abandonarme nunca.

Por último, a Misiones y su gente. Por haberme enseñado lo feliz, real y dura que puede ser la vida.

Índice de Contenidos

Resumen	i
Abstract	iii
CAPÍTULO I INTRODUCCION GENERAL	
1.1 El Bosque Atlántico Interior	2
1.1.1 Características de la ecorregion	2
1.1.2 Comunidad de anuros de la ecorregion	8
1.2 Objetivos	11
1.3 Diseño experimental	12
1.4 Técnicas de muestreo	15
1.4.1 Técnica de Trampas de caída	15
1.4.2 Técnica de Transectas de Bandas Auditivas	17
1.4.3 Técnica de Muestreo Larval	18
1.5 Literatura citada	20
PRIMERA PARTE: COMUNIDAD DE ANUROS DEL BOSQUE ATLANTICO	
CAPITULO II- ATRIBUTOS DE LA COMUNIDAD	
2.1 Introducción	29
2.1.1 Objetivos	32
2.2 Metodología	32
2.2.1 Muestreo de anuros	32
2.2.1.1 <i>Trampas de Caída</i>	34
2.2.1.2 <i>Transectas de Bandas Auditivas</i>	35
2.2.1.3 <i>Muestreo Larval</i>	35
2.2.1.4 <i>Registro de presencia-ausencia de puestas</i>	35
2.2.2 Caracterización de las variables climáticas	36
2.2.3 Cálculo de los atributos de la comunidad	36

2.2.3.1 <i>Riqueza de especies</i>	36
2.2.3.2 <i>Abundancias total y relativa</i>	37
2.2.3.3 <i>Relación entre comunidad y variables climáticas</i>	37
2.2.3.4 <i>Análisis de la estructura y dinámica poblacional</i>	37
2.2.3.5 <i>Análisis de la dinámica de las poblaciones más abundantes</i>	38
2.2.4 <i>Análisis estadístico</i>	38
2.3 Resultados	38
2.3.1 <i>Variables climáticas</i>	38
2.3.2 <i>Riqueza de especies</i>	40
2.3.3 <i>Abundancias total y relativa</i>	43
2.3.4. <i>Relación entre la comunidad y variables climáticas</i>	47
2.3.4.1 <i>Temperatura media mensual</i>	47
2.3.4.2 <i>Precipitación acumulada</i>	47
2.3.5 <i>Análisis de la estructura y dinámica poblacional</i>	49
2.3.6 <i>Análisis de la dinámica de las poblaciones más abundantes</i>	50
2.3.7 <i>Variación temporal del total de capturas</i>	56
2.4 Discusión	56
2.5 Literatura citada	64
2.6 Anexo I	71

SEGUNDA PARTE: EFECTOS DE LA DEGRADACION DEL HABITAT

CAPITULO III- PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA Y BETA

3.1 Introducción	75
3.1.1 <i>Hipótesis y objetivos</i>	79
3.2 Metodología	79
3.2.1 <i>Muestreo de anuros</i>	79
3.2.2 <i>Muestreo de la estructura del hábitat</i>	79
3.2.3 <i>Análisis de datos</i>	81

3.2.3.1 <i>Definición de Diversidad Alfa y Beta</i>	81
3.2.3.2 <i>Calculo de la diversidad alfa</i>	83
<i>Cobertura de la muestra</i>	83
<i>Números Hill</i>	85
<i>Factor de equitatividad</i>	86
<i>Distribuciones de rango abundancia</i>	87
3.2.3.3 <i>Calculo de la diversidad beta</i>	89
<i>Composición de especies</i>	89
<i>Cambios en la composición de especies</i>	89
3.2.3.4 <i>Relación entre diversidad y estructura del hábitat</i>	90
3.3 Resultados	91
3.3.1 Diversidad alfa	91
3.3.1.1 <i>Comunidad de anuros del microhabitat terrestre</i>	91
3.3.1.2 <i>Comunidad de anuros del microhabitat cuerpo de agua</i>	97
3.3.2 Diversidad beta	99
3.4.2.1 <i>Composición de especies</i>	99
3.3.2.2 <i>Cambios en la composición de especies</i>	101
3.3.3 Relación entre diversidad y estructura del hábitat	103
3.4 Discusión	106
3.5 Literatura citada	113
CAPITULO IV- VARIABILIDAD DEL TAMAÑO CORPORAL	
4.1 Introducción	122
4.1.1 Variación en el tamaño corporal	122
4.1.2 Dimorfismo sexual en el tamaño corporal (SSD)	126
4.1.3 Hipótesis y objetivos	128
4.2 Metodología	129
4.2.1 Muestreo de anuros	129
4.2.2. Medidas morfométricas	129
4.2.3 Análisis de datos	130

4.3 Resultados	131
4.3.1 Descripción del patrón de variación del tamaño corporal	131
4.3.2 Descripción del patrón de variación del dimorfismo sexual	134
4.4 Discusión	138
4.5 Literatura citada	143
4.6 Anexo II	152
Conclusiones generales	154
Índice de Tablas	160
Índice de Figuras	160

RESUMEN

El Bosque Atlántico Interior es reconocido como un área de alto endemismo y diversidad a nivel global. El grado de amenaza que está sufriendo, producto de las actividades humanas, convierten a esta ecorregion en un “punto caliente de biodiversidad” (*biodiversity hotspot*). Para los anuros habitando el Bosque Atlántico Interior su topografía altamente compleja, con varios pequeños microhábitats y la alta humedad del Bosque, reduciendo los riesgos de desecación, favorecerían especializaciones y la persistencia de especies raras, dando lugar al grado de diversidad de anuros presentes. En Argentina, hasta la fecha aproximadamente 50 especies de anuros han sido registradas en ésta ecorregión de Misiones, 29.2% del número total de especies para el país; siendo *Aplastodiscus perviridis*, *Hypsiboas curupí*, *Hypsiboas faber*, *Scinax perereca*, *Trachycephalus dibernardoi*, *Proceratophrys biggibossa*, *Crossodactylus schmidt* e *Itapothyia langsdorffii* endémicas del Bosque Atlántico Interior en Argentina.

A pesar de la importancia que el Bosque Atlántico Interior tiene para la biodiversidad, podría decirse que esta ecorregion es una de las más devastadas y, actualmente se encuentra altamente amenazada. La cubierta original del Bosque Atlántico, ha sido reducida a solo el 7, 8 % de su extensión original. En la provincia de Misiones, entre las actividades extractivas que condujeron a la degradación del Bosque Atlántico, la más importante fue la deforestación, pasando de la extracción selectiva al desmonte para habilitar tierras para los monocultivos forestales. Hoy en día, los monocultivos son manejados intensivamente, resultando esto en una menor complejidad y variedad de hábitats para las especies que allí habitan.

Considerando que en el Bosque Atlántico Interior está ocurriendo un proceso creciente de reemplazo del bosque nativo por plantaciones de monocultivo forestal (*Pinus taeda*), en este trabajo se propuso evaluar el efecto de la degradación del hábitat sobre la comunidad de anuros del Bosque Atlántico de Misiones. En el desarrollo de esta tesis



se caracterizó la comunidad de anuros del Bosque Atlántico del norte de Misiones, en función de la riqueza y abundancia de especies, como también de la estructura y la dinámica de sus poblaciones. Se comparó la composición de especies presentes en ambientes del Bosque Atlántico y de Monocultivos Forestales del norte de Misiones, utilizando como herramienta el análisis de la diversidad. Se evaluó la relación entre estos patrones de diversidad y las variables de la estructura de la vegetación (dosel, sotobosque y mantillo) e hidroperiodo (frecuencia y duración de cuerpos de agua) presente en estos dos ambientes. Además se analizó comparativamente la variabilidad del tamaño corporal de las especies habitando en el Bosque Atlántico y los Monocultivos Forestales. Específicamente, para las comunidades de anuros de Argentina, no existen antecedentes sobre el efecto que los Monocultivos Forestales producen sobre la comunidad. Si bien a nivel global no existe un consenso generalizado sobre el efecto de los monocultivos en la diversidad, nuestros resultados muestran que cuando se trata de la comunidad de anuros del Bosque Atlántico de Misiones se produce una drástica alteración de la composición y estructura de la comunidad, reflejado por la disminución de la riqueza y abundancia de especies, como también por la pérdida de especies especialistas de hábitat. Adicionalmente, nuestros resultados reflejan que los cuerpos de agua de los Monocultivos Forestales no son idóneos para la reproducción de muchas especies. Aún así, aquellas especies que son resistentes a la degradación del hábitat producida por los Monocultivos, como *Elachistocleis bicolor* y *Odontophrynus americanus* encuentran amplios beneficios en este ambiente, reflejado esto en el incremento de su tamaño corporal.



ABSTRACT

The Interior Atlantic Forest is recognized as an area of high endemism and diversity at the global level. The degree of threat it is suffering as a result of human activities, make this ecoregion a biodiversity hot spot. For the anurans inhabiting the Interior Atlantic Forest, their highly complex topography, with several small microhabitats and the high humidity of the Forest, reducing the risks of desiccation, would favor specializations and the persistence of rare species, giving rise to the degree of diversity of anurans present. In Argentina, to date approximately 50 species of anurans have been recorded in this Misiones ecoregion, 29.2% of the total number of species for the country; being *Aplastodiscus perviridis*, *Hypsiboas curupí*, *Hypsiboas faber*, *Scinax perereca*, *Trachycephalus dibernardoi*, *Proceratophrys biggibossa*, *Crossodactylus schmidt* and *Itapothyia langsdorffii* endemic to the Atlantic Forest in Argentina.

Despite the importance of the Interior Atlantic Forest for biodiversity, it could be said that this ecoregion is one of the most devastated and is currently highly threatened. The original cover of the Atlantic Forest has been reduced to only 7, 8% of its original extension. In Misiones province, among the extractive activities that led to the degradation of the Atlantic Forest, deforestation was the most important, from selective extraction to clearing to enable land for. Nowadays, plantation forests are managed intensively, resulting in a lower complexity and variety of habitats for the species inhabiting there.

Considering that Interior Atlantic Forest is suffering an increasing process of replacement of native forest by plantation forest (*Pinus taeda*), in this study it was proposed to evaluate the effect of the degradation of the habitat on anuran community of the Atlantic Forest of Misiones. In the development of this thesis was characterized the community of anurans of the Atlantic Forest of the north of Misiones, through richness and abundance of species, as well as the structure



and dynamics of their populations. The species composition present in Atlantic Forest and Plantation Forests of northern Misiones was compared using diversity analysis as a tool. The relationship between these diversity patterns and the vegetation structure variables (canopy, undergrowth and leaf litter) and hydroperiod (frequency and duration of water bodies) present in these two environments were also evaluated. In addition, the variability of body size of the species inhabiting the Atlantic Forest and the Plantation Forests was analyzed comparatively. Specifically, for the anuran communities of Argentina, there is no background about the effect that Plantation Forests produce on the community. Although there is no global consensus on the effect of monocultures on diversity, our results show that when it comes to the anuran community in the Misiones Atlantic Forest, there is a drastic alteration in the composition and structure of the community, reflected by the decrease in richness and abundance of species, as well as the loss habitat specialists species. In addition, our results reflect that water bodies of Plantation Forests are not suitable for the reproduction of many species. Even so, those species that are resistant to the degradation of the habitat produced by Plantation Forests such as *Elachistocleis bicolor* and *Odontophrynus americanus* find large benefits in this environment, reflected in the increase of their body size.



CAPITULO I

INTRODUCCION GENERAL

1.1 EL BOSQUE ATLÁNTICO INTERIOR

1.1.1 Características de la ecorregion

El Bosque Atlántico de Sudamérica es un complejo de ecorregiones caracterizadas en su conjunto por formaciones boscosas lluviosas o húmedas, que se distribuye a lo largo de la costa de Brasil, desde los estados de Ceará, Río Grande do Norte y Bahía, por el norte, hasta el estado de Río Grande do Sul, penetrando hacia el oeste en Paraguay y el noreste de Argentina (De Angelo *et al.*, 2008) (Fig. 1).



Figura 1. Localización de la ecorregión del Bosque Atlántico de Sudamérica (Di Bitetti *et al.*, 2003).

Corresponde a una región de selvas y bosques lluviosos que ha permanecido relativamente aislada de otras formaciones boscosas similares. El alto número de endemismos, sumado a la gran diversidad biológica que lo caracteriza y al grado de amenaza que está sufriendo, producto de las actividades humanas, hacen que el Bosque Atlántico sea considerado uno de los 25 “puntos calientes de biodiversidad”



(*biodiversity hotspot*) a nivel global (Myers *et al.*, 2002).

Dentro del Bosque Atlántico de Sudamérica se reconocen 15 subdivisiones o ecorregiones, que difieren en su composición de especies o en las características estructurales del bosque (Cardoso da Silva y Casteleti, 2003). La Selva Paranaense o Bosque Atlántico Interior es la mayor de estas ecorregiones (471.204 km²) y ocupa gran parte de la provincia de Misiones en Argentina (Fig. 2).

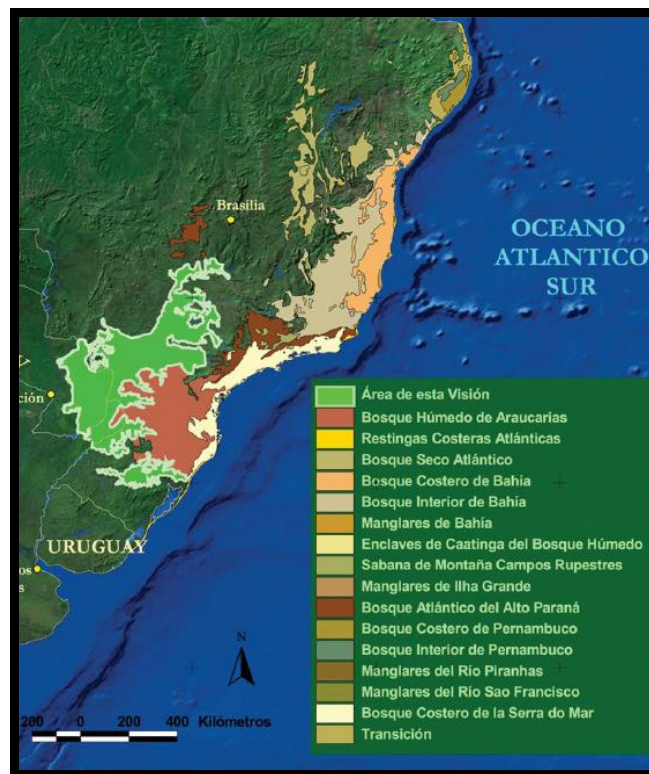


Figura 2. Subdivisiones o ecorregiones del Bosque Atlántico de Sudamérica. En verde, la ecorregion del Bosque Atlántico Interior (Di Bitetti *et al.*, 2003).

El Bosque Atlántico Interior es reconocido como un área de alto endemismo y diversidad, tanto de la región tropical como globalmente (ICPB, 1992; Laclau, 1994; Stotz *et al.*, 1996). Esta ecorregion posee los bloques boscosos remanentes más grandes, y éstos todavía contienen el conjunto original de grandes vertebrados, entre los que se incluyen grandes predadores (como las harpías, águilas crestudas, jaguares, pumas y ocelotes) y grandes herbívoros (como los tapires, venados y



pecaries). Su clima ha sido definido como subtropical sin estación seca marcada, cálido, con una importante amplitud térmica y pluviométrica. Los valores de precipitación anual se extienden desde los 1600 a los 2100 mm (Ligier, 2000).

En la provincia de Misiones, el Bosque Atlántico Interior se divide fitogeográficamente en dos sectores: Misionero y Planaltense (Martinez-Corbeto, 1963) (Fig. 3). El sector Misionero abarca la porción occidental de esta provincia argentina, y se caracteriza por la existencia de selvas higrófilas con predominio de Lauraceas. Dentro del mismo, se reconocen seis distritos: distrito de los laureles, distrito del urunday, distrito del palo rosa, distrito de los helechos arborescentes, distrito fluvial y distrito de los campos. El sector Planaltense ocupa el nordeste de Misiones y se caracteriza por la presencia de *Araucaria angustifolia* (Araucaria o Pino Paraná) interviniendo en la constitución de diversas asociaciones. (Martinez-Corbeto, 1963). El presente trabajo tuvo lugar en la región noroeste de la provincia, denominada como distrito de palo rosa (o palo rosa y palmito, según Srur *et al.*, 2007) del sector Misionero. La vegetación de este distrito se presenta como una selva climax densa, sin abras o campos, y la principal característica florística es la presencia de *Aspidosperma polyneuron* (Palo Rosa), que crece en grupos de pocos individuos, dominando al resto de sus acompañantes por su gran porte. Además su composición florística, a nivel general, se caracteriza por la presencia de árboles siempre verdes, que varían en altura de 20 a 50 metros, con un estrato de árboles menores y un denso sotobosque de bambús o helechos arborescentes. Predominan las especies de las familias Lauracea (*Ocotea* y *Nectandra*), Fabacea (*Lonchocarpus*, *Schizolobium* y *Parapiptadenia*, por ejemplo), Myrtacea y Meliaceae, pero ninguna especie es dominante, debido a que 50 especies arbóreas o mas se dividen el espacio en densidades que varían en relación a las pequeñas diferencias microclimaticas. Otras especies comunes incluyen el cedro (*Cedrella fissilis*), el guatambú (*Balfourodendron riedelianum*), la canela negra (*Nectandra*



megapotamica), la cancharana (*Cabralea canjerana*), el anchico rojo (*Parapiptadenia rigida*), el lapacho rosa (*Handroanthus impetiginosus*), o amarillo (*Handroanthus albus*), y la palmera pindó (*Syagrus romanzoffiana*), con variados tamaños que constituyen al menos tres estratos diferentes. Un elemento importante en estos bosques son las tacuaras, incluyendo *Chusquea*, *Guadua* y *Merostachys* (Galindo-Leal *et al.*, 2003).



Fig. 3. Distrito de Palo Rosa y Palmito (Srur *et al.*, 2007).

A pesar de la importancia que el Bosque Atlántico tiene para la biodiversidad, podría decirse que esta ecorregion es una de las más devastadas y, actualmente se encuentra altamente amenazada. La cubierta original del Bosque Atlántico, ha sido reducida a solo el 7, 8 % de su extensión original. Este proceso de fragmentación y degradación del Bosque Atlántico de Sudamérica se dio desde el inicio de la colonización en Brasil. La ocupación de la ecorregion en las Repúblicas de Paraguay y Argentina empezó mas tarde y, hasta comienzos del siglo XX, la mayor parte del Bosque Atlántico de estos países se encontraba cubierta de bosque nativo. En las últimas décadas fueron



transformadas grandes extensiones del Bosque Atlántico en Paraguay para desarrollar plantaciones de soja a gran escala y agricultura a pequeña escala. En la Argentina, la colonización y el desarrollo del país empezaron en las pampas, lejos de este bosque que, en la provincia de Misiones, fue explotado relativamente tarde en la historia del país, principalmente para madera y yerba mate (Placci y Di Bitteti, 2005) (Fig. 4). Las causas de la degradación ambiental de esta ecorregion están asociadas a situaciones históricas y actuales de desigualdad social (Laclau 1994), observadas a partir del patrón desigual de tenencia de la tierra que, en general, es similar en los tres países.

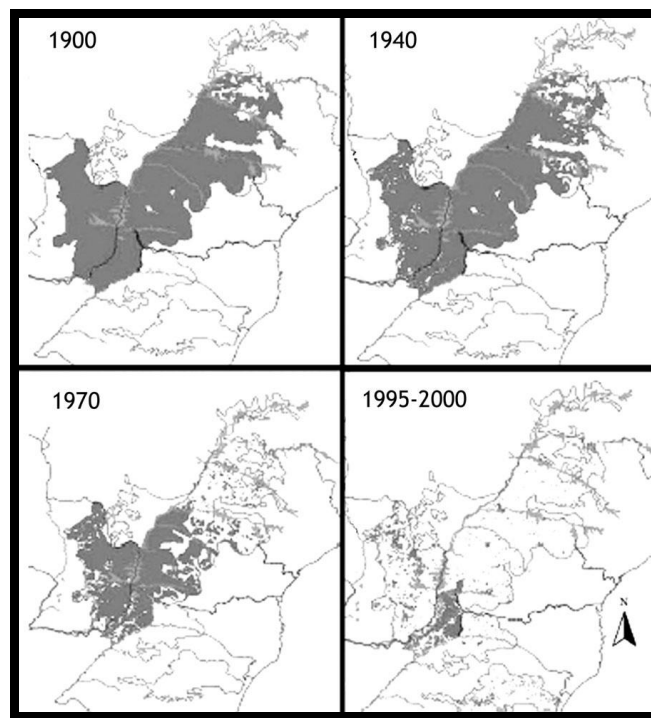


Figura 4. Distribución original y proceso de degradación del Bosque Atlántico de Sudamérica (Placci y Di Bitetti 2005).

En Argentina, particularmente en Misiones, entre las actividades extractivas que condujeron a la degradación del Bosque Atlántico, la más importante fue la deforestación. Esto se dio a partir de los orígenes de la colonización, con la explotación de yerba silvestre y maderera. Durante la mayor parte del siglo XX, se consideró a la selva como un



“freno al progreso”, un espacio sobre el cual se debía avanzar. Hacia 1950 y dentro de un contexto nacional de reconversión productiva, en esta provincia la industria forestal se favoreció con la instalación de la industria papelera y el establecimiento de plantaciones forestales, pasando de la extracción selectiva al desmonte para habilitar tierras para los Monocultivos Forestales. En las décadas de 1960 y 1970, la actividad forestal intentó constituirse en un modelo más industrial que agropecuario, bajo la consideración de que la industria genera mayor valor agregado. En esta época se instala con fuerza la categoría “foresto-industria” para denominar al sector, vigente hasta la actualidad. Durante estos años que se inscriben en la etapa del auge desarrollista, cierto nivel de contaminación era entendido como el costo que se debía pagar por el progreso (Merlinsky, 2013). La década de 1990 resultó fundamental para la afirmación de un modelo económico y social basado en la actividad forestal; transformaciones productivas propias de la globalización de la agricultura incidieron en la organización social del trabajo y la metamorfosis del territorio, con el afianzamiento de actores de poder y la generación de nuevas marginalidades (Ramirez, 2016).

Actualmente la foresto-industria representa para la provincia de Misiones uno de los recursos económicos más importantes, generando el 54 % del PBI. Esto se refleja en el notable incremento de la superficie plantada en los últimos años, que escala de 7.347 ha en 1992 a 306.592 ha en 2017 (MAGyP, 2017). El principal objetivo de la industria forestal en la provincia es el de producir de madera y/o sus derivados (por ej. pasta celulosa, fenolico). Por lo tanto, los monocultivos son manejados intensivamente mediante el uso de especies mejoradas y de operaciones silvícolas, que pueden incluir la preparación del lugar (por ej. el arado y el uso de fertilizantes y herbicidas), el raleo o los rodamientos, a menudo con rotaciones cortas (<16 años entre siembra y cosecha). La transformación de la vegetación natural hacia monocultivos forestales de especies con crecimiento



rápido (principalmente del género *Pinus* y *Eucalyptus*), se ha convertido en una actividad emergente a nivel global, siendo identificada como una amenaza para la diversidad de vertebrados por varios estudios (ej. Thiollay, 1992; Lauck, 2005).

Especialmente en un ecosistemas de bosque, este reemplazo de la vegetación nativa por monocultivos forestales con alta densidad afecta la riqueza y composición de las comunidades animales, al modificar la estructura y composición de la vegetación (Richardson *et al.*, 1994; Richardson y Higgins, 1998), los regímenes hidrológicos (Le Maitre *et al.*, 2000), los ciclos de nutrientes (Vitousek, 1990; Jackson *et al.*, 2002) y la estructura y cobertura del suelo (Schmitz *et al.*, 1997). Asimismo, las plantaciones producen una homogeneización a escala de paisaje, reduciendo el número de habitats disponibles para las especies en relación a los bosques (Lindenmayer y Franklin, 2002; Magura *et al.*, 2000; Raman, 2006). Estos procesos de degradación constituyen la principal amenaza para la biodiversidad a nivel global (Pimm *et al.*, 2014).

1.1.2 Comunidad de anuros de la ecorregion

En el continente sudamericano, existen cuatro bosques tropicales (Trans-andino, Cis-andino Central, Norte y Atlántico) que albergan una altísima diversidad de especies de anuros. Para el Bosque Atlántico de Sudamérica, el 92 por ciento de las especies que alberga son endémicas (Lynch, 1979), y a diferencia de las demás formaciones boscosas, exhibe gran dominancia de especies de la familia Hylidae y Leptodactylidae. Relativamente pocas especies de anuros se distribuyen a lo largo de todo el rango del Bosque Atlántico (Por ej. *Rhinella ornata*, *Leptodactylus mystacinus* e *Hypsiboas faber*) y sus extremos norte y sur presentan diferencias en su composición de especies. Sin embargo, existen algunas especies distribuidas a lo largo de la costa del mar Atlántico (Por ej. *Rhinella icterica*, *Trachycephalus typhonius* e



Itapotihyla langsdorffii) que relacionarían la composición de especies de ambos extremos de esta ecorregion (Lynch, 1979).

Los anuros habitando esta ecorregion han experimentado la evolución de modos reproductivos especializados, favorecidos por la topografía altamente compleja, la cual se quiebra en varios pequeños microhábitats (Brown y Brown, 1992) y la alta humedad del Bosque, la cual reduce los riesgos de desecación (Haddad y Prado, 2005). Por otro lado, la repetición de los microhábitats ha sido sugerida como una explicación para la persistencia de especies raras y el bajo número de extinciones luego de la destrucción de más del 90% del área (Brown y Brown, 1992).

En Argentina, hasta la fecha, aproximadamente 50 especies de anuros han sido registradas en ésta ecorregión de Misiones (29.2% del número total de especies para Argentina), pertenecientes a 8 familias: Hylidae (22 especies), Leptodactylidae (14 especies), Bufonidae (5 especies), Cyclorhamphidae (4 especies), Hylodidae (2 especies) y Brachycephalidae, Centrolenidae y Microhylidae (con 1 especie). De éstas especies, *Aplastodiscus perviridis* (Fig. 5), *Hypsiboas curupí*, *Hypsiboas faber* (Fig. 6), *Scinax perereca*, *Trachycephalus dibernardoi*, *Proceratophrys biggibossa*, *Crossodactylus schmidt* e *Itapothyla langsdorffii* (Fig. 7) son especies endémicas del Bosque Atlántico Interior en Argentina (Szumik *et al.*, 2012).



Figura 5. *Aplastodiscus perviridis*.



Figura 6. *Hypsiboas faber*.



Figura 7. *Itapothyla langsdorffii*



En la actualidad, los anuros son considerados el grupo de vertebrados más amenazado a nivel global (Wake y Vredenburg, 2008) con alrededor del 41% de sus especies dentro de la categoría amenazadas (Hoffmann *et al.*, 2010). Las pérdidas de hábitat y degradación son las mayores amenazas a los anfibios (Beebe y Griffiths, 2005). El número de especies impactadas a nivel global por éstos dos factores es casi cuatro veces mayor al número impactado por la siguiente amenaza más común, la contaminación (Stuart *et al.*, 2006). Otros factores indirectos impactando sobre estas especies podrían estar reforzados por el calentamiento global, tales como enfermedades emergentes, cambios en el contenido de humedad de los ambientes terrestres (Pounds *et al.*, 2006) o el acortamiento del hidropериодо de los cuerpos de agua para su reproducción (McMenamin *et al.*, 2008). En la actualidad, existe un marcado interés en el estudio de este grupo de vertebrados debido a sus características fisiológicas, como una piel altamente permeable, y ecológicas, como un ciclo de vida bifásico, que los convierten en un grupo indicador de disturbio en ecosistemas acuáticos y terrestres (US EPA, 2002). En contrapartida, sus poblaciones se ven severamente afectadas cuando existen disturbios de sus hábitats naturales (Blaustein y Belden, 2003; Carey y Alexander, 2003; Collins y Storfer, 2003).

A pesar que las plantaciones forestales modifican de manera significativa la estructura del hábitat y los ciclos hidrológicos y, en consecuencia, la supervivencia y reproducción de los anuros, a nivel global existen pocos estudios que se focalicen en estudiar los cambios en la diversidad de este taxón asociado a las plantaciones forestales (Pineda *et al.*, 2005; Urbina-Cardona y Londoño-Murcia, 2003; Faruk *et al.*, 2013; Behm *et al.*, 2016; Ernst y Rodel, 2005; Ernst *et al.*, 2006). Específicamente sobre el efecto de *Pinus spp.* en la diversidad de anuros, un estudio en Australia (Parris *et al.*, 2004) muestra que la diversidad de anuros en estos monocultivos se ve disminuida cuando se produce el reemplazo del bosque. Si bien en el ecosistema del



Bosque Atlántico Interior se han realizado diversos estudios evaluando los efectos de los monocultivos sobre la diversidad de algunos grupos de vertebrados (principalmente aves y mamíferos) (Marsden *et al.*, 2001; Pardini *et al.*, 2005; Cockle *et al.*, 2005; Faria *et al.*, 2006; Zurita *et al.*, 2006; Pardini *et al.*, 2009) e invertebrados (Peyras *et al.*, 2012), no existen estudios previos con anuros. En este contexto, nuestro principal objetivo fue cuantificar el efecto del reemplazo del bosque nativo por plantaciones de monocultivo forestal (*Pinus taeda*) sobre la diversidad de anuros del Bosque Atlántico de Misiones.

1.2 OBJETIVOS

Con el fin de sentar precedentes que contribuyan al conocimiento de la comunidad de anuros de la región y considerando que en el Bosque Atlántico del norte de Misiones está ocurriendo un proceso creciente de reemplazo del bosque nativo por plantaciones de Monocultivo Forestal (*Pinus taeda*), con la consecuente modificación de los hábitats, se plantea esta tesis con los siguientes objetivos generales:

- ✓ **Caracterizar los atributos de la comunidad de anuros del Bosque Atlántico del norte de Misiones, en función de la riqueza y abundancia de especies, como también de la estructura y la dinámica de sus poblaciones.**
- ✓ **Analizar y comparar la diversidad de especies presentes en ambientes del Bosque Atlántico y de Monocultivos Forestales del norte de Misiones.**
- ✓ **Determinar que variables del hábitat se encuentran influenciando esta diversidad.**
- ✓ **Estimar los efectos producidos por la degradación del**



hábitat sobre ésta comunidad de anuros.

Objetivos específicos:

- ✓ Caracterizar la comunidad de anuros, mediante atributos como la riqueza y abundancia de especies, y su relación con la temperatura y precipitación.
- ✓ Evaluar la efectividad obtenida por cada tecnica de muestreo empleada, en funcion de la riqueza y abundancia registradas.
- ✓ Analizar la estructura y dinámica de las poblaciones más abundantes.
- ✓ Calcular la diversidad alfa de los anuros del Bosque Atlántico, mediante el análisis del microhabitat terrestre y acuático.
- ✓ Calcular la diversidad alfa de los anuros del Monocultivo Forestal, mediante el análisis del microhabitat terrestre y acuático.
- ✓ Analizar comparativamente los patrones de diversidad alfa y beta del Bosque Atlántico y de los Monocultivos Forestales
- ✓ Evaluar la relación entre estos patrones de diversidad y las variables de la estructura de la vegetación (dosel, sotobosque y mantillo) e hidroperiodo (frecuencia y duración de cuerpos de agua) presente en estos dos ambientes.
- ✓ Analizar comparativamente las características morfométricas de las especies habitando en el Bosque Atlántico y los Monocultivos Forestales.

1.3 DISEÑO EXPERIMENTAL

Este trabajo se llevó a cabo en la zona noreste de la Provincia de Misiones (Argentina). El diseño experimental incluyó tres sitios, o unidades muestrales, ubicados en ambientes del Bosque Atlántico Interior (BA) y tres sitios en plantaciones de Monocultivo Forestal (MF)



de *Pinus taeda*, estas últimas pertenecientes a la empresa ARAUCO S.A. (ex Alto Paraná) (Fig. 10). Cada sitio abarcó un cuerpo de agua temporario (microhabitat acuático) y su forestación circundante de bosque nativo o monocultivo (microhabitat terrestre), y se encontraron separados entre sí suficiente distancia para evitar replicas espaciales (\bar{x} = 25.81 km).

Los sitios representativos del BA se ubicaron dentro de las dos áreas protegidas más grandes de la Provincia, el Parque Nacional Iguazú y el Parque Provincial Urugua-í. Ambas áreas presentan bosques en buen estado de conservación y formaciones boscosas similares (Fig. 11), representativas de las selvas de Palo Rosa y Palmito (Srur *et al.* 2007).

Los sitios ubicados en los predios de Monocultivo Forestal, se eligieron en base a una historia de rodamiento (3er rodamiento) y edades (pinos ente 13 y 16 años) similares (Fig.12). Se priorizaron estos predios debido a que durante el trabajo de campo de dos años consecutivos, no tendrían ningún tipo de intervención por parte de la empresa.

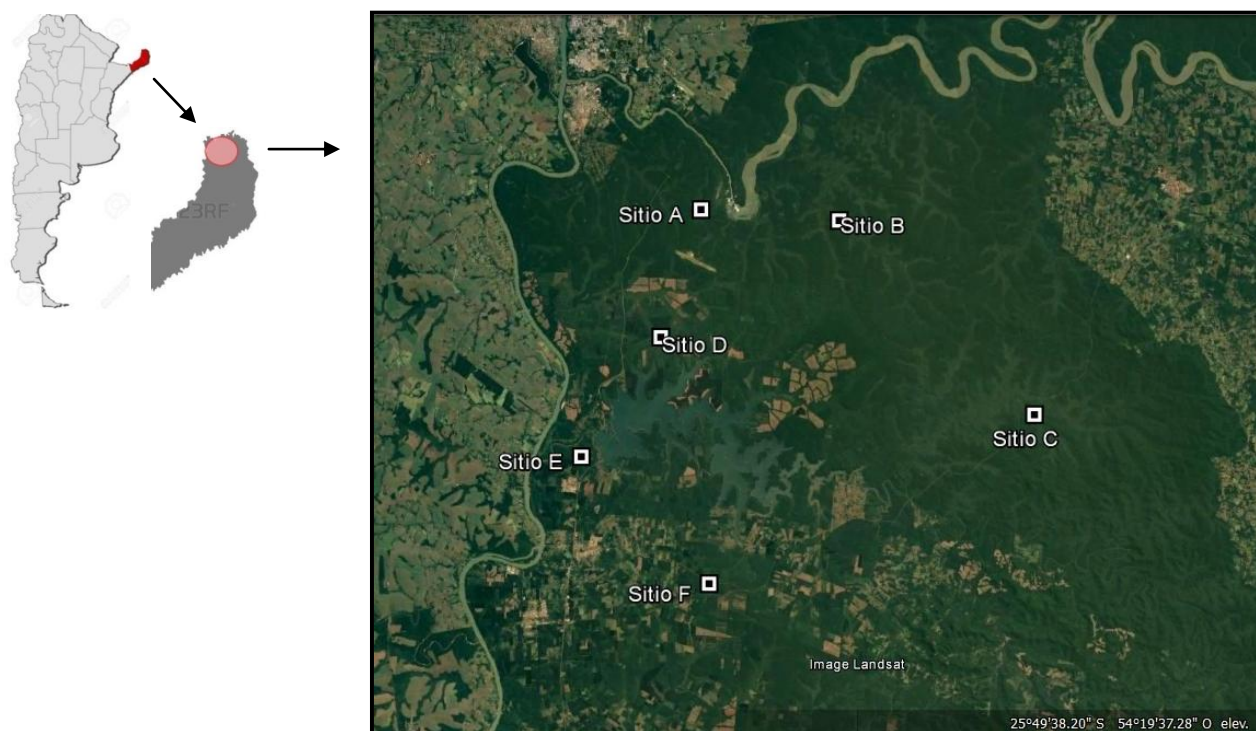


Fig. 10. Área de estudio y sitios de muestreo en BA (A, B, C) y Monocultivos Forestales (D, E, F).



Fig. 11. Bosque Atlántico Interior, distrito de Palo Rosa y Palmito.



Fig. 12. Plantaciones maduras de Monocultivo Forestal (*Pinus taeda*).

Dentro de cada sitio, se dispusieron al azar 4 baterías de trampas de caída (pit-fall traps) en el microhabitat terrestre y tres transectas de bandas auditivas (Heyer *et al.*, 1994) dispuestas en el microhabitat acuático, sobre los márgenes de los cuerpos de agua (Fig. 13).

Cada sitio también contó con un pluviómetro dispuesto en zonas abiertas (generalmente el cuerpo de agua) para registrar in situ la precipitación diaria. El trabajo de campo se desarrolló con una periodicidad mensual durante 24 meses consecutivos, desde agosto de 2012 hasta agosto de 2014.



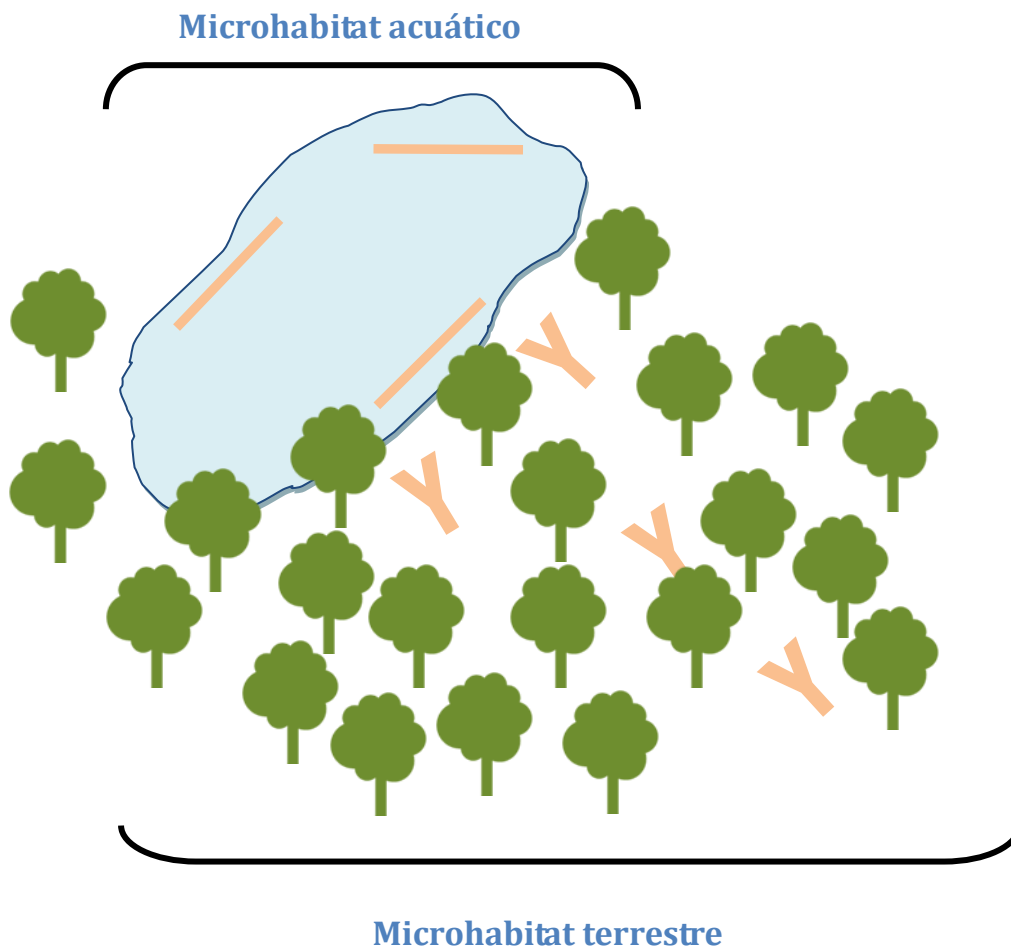


Fig. 13. Esquema de un sitio de muestreo. Mostrando la disposición de las transectas en el microhabitat acuático (barras) y las trampas de caída en el microhabitat terrestre (Y).

1.4 TÉCNICAS DE MUESTREO

1.4.1 Técnica de Trampas de caída

Para una correcta elección de la metodología de muestreo, especialmente en estudios sobre la biodiversidad de la fauna de vertebrados terrestres, es importante comprender la efectividad y las limitaciones de los diferentes métodos (Umetsu *et al.*, 2006; Maritz *et al.*, 2007; Ribeiro-Júnior *et al.*, 2008). Para vertebrados terrestres,



como anuros, reptiles y pequeños mamíferos con hábitos secretivos de hojarasca, una de las metodologías más ampliamente utilizada son las trampas de caída (Thompson *et al.*, 2005), generalmente asociadas a cercas para aumentar su efectividad (Rice *et al.*, 1994). Ribeiro-Junior *et al.* (2008) demostró que comparativamente a otras técnicas (*funnel traps*, búsqueda activa) las trampas de caída con cercas, capturan el mayor número de especies en bosques primarios.

Tomando en cuenta estos conocimientos, en cada sitio de muestreo se dispusieron cuatro baterías de trampas pozo desde el cuerpo de agua temporario hacia el interior del hábitat terrestre, separadas entre sí entre 25 y 50 metros. Cada batería estaba conformada por 4 trampas de 20 litros dispuestas en forma de Y, una central y tres hacia las puntas, unidas por cercas de media sombra (Figuras 14 y 15). Las mismas fueron construidas con tela media sombra de color verde de 60 cm de alto y 5 metros de largo, y sostenidas mediante varas de hierro torcionado de 8 mm. Las trampas se mantenían cerradas mediante la tapa de cada tacho de 20 litros (modo inactivo) y se activaban al retirar la tapa.

Estas trampas fueron de captura viva, es decir, llevaron 3 cm de agua y una esponja humedecida en el fondo y las paredes estaban revestidas con glicerina para evitar la salida de los individuos.

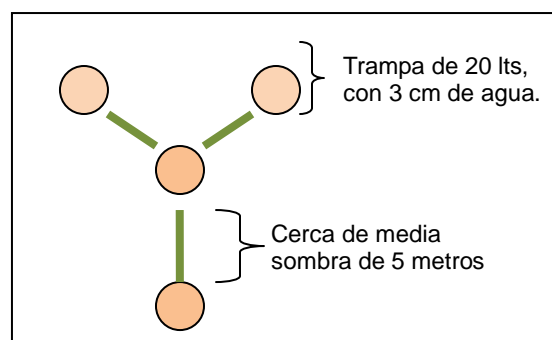


Fig. 14. Esquema de una batería de trampas de caída dispuestas en Y.





Fig. 15. Batería de Trampas de caída dispuestas en forma de Y. A- dispuesta en el BA y B- detalle de las cercas en el MF.

1.4.2 Técnica de Transectas de Bandas Auditivas

Debido a que en la mayoría de las especies de anuros los machos utilizan cantos especie-específicos para advertir su posición a parejas potenciales o a rivales (Wells, 1977), este comportamiento puede ser explotado para monitoreos acústicos. Las transectas auditivas representan uno de los métodos más comúnmente utilizado para este tipo de monitoreos (Zimmerman, 1994).

Esta metodología es ampliamente utilizada en los estudios de diversidad de anuros, para estimar la abundancia relativa de machos cantando, composición de especies, uso de hábitat para la reproducción y fenología reproductiva de las especies (Zimmerman, 1994). Estas transectas auditivas son particularmente útiles en bosques tropicales donde la riqueza de especies es elevada y los anuros habitan en todos los estratos y en muchos microhábitats. Más importante aún, todos los hábitats y microhábitats, así como todos los estratos se muestrean prácticamente del mismo modo; las especies arborícolas y fosoriales se registran tan fácilmente como las que habitan en la superficie del terreno, y las especies ocultas se incluyen tan fácilmente como las visibles (Heyer *et al.*, 1994).

Tomando en consideración estos conocimientos, se diseñaron un total de 18 transectas auditivas rectangulares. Tres de ellas en cada



uno de los cuerpos de agua de los tres sitios del Bosque Atlántico (3 transectas x 3 sitios = 9 transectas en BA), y de la misma manera, tres de ellas en cada uno de los cuerpos de agua de los tres sitios del Monocultivo Forestal (3 transectas x 3 sitios = 9 transectas en MF). Cada transecta contó con una extensión de 50 metros y su ancho fue determinado a partir de la capacidad de detección del canto de cada especie; es decir, la distancia máxima a la cual el animal puede ser escuchado por el observador (Angulo *et al.*, 2006). Por esta razón, la distancia máxima de registro se estableció en 12.5 mts a cada lado de la transecta, creando así un rectángulo de muestreo de 50 x 25 metros (Figura 16). Los cantos producidos desde distancias mayores no pueden ser identificados de manera inequívoca y la posibilidad de registros duplicados aumenta. Se evitó el macheteo en exceso y, así, la manipulación de importantes características del hábitat. La distancia mínima entre transectas fue de 200 metros y la máxima 40.6 kms.

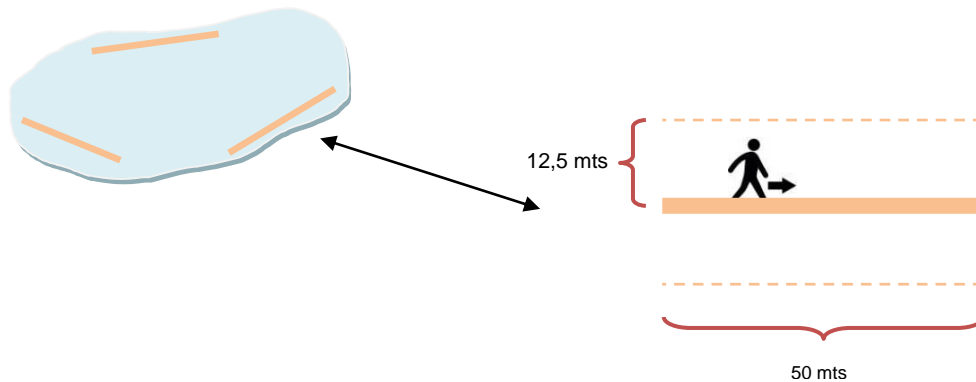


Fig. 16. Esquema de una transecta auditiva rectangular y su disposición en el cuerpo de agua.

1.4.3 Técnica de Muestreo Larval

Para capturar larvas pueden utilizarse trampas para pececillos, redes profundas, redes barrederas o redes D con mango largo. Debido a



la diversidad de microhábitats y de formas de vida larval, los inventarios de larvas raramente cuantifican con exactitud la abundancia o la densidad. Sin embargo, los monitoreos regulares de larvas que determinan la presencia o ausencia de cada especie, pueden ayudar a señalar los estados de desarrollo afectados y el periodo en que los decrecimientos poblacionales ocurren (Lips *et al.*, 2001).

Cada técnica es más eficiente en un tipo de hábitat particular. El redeo de arrastre en superficie es extremadamente efectivo en lagunas y lagos pandos y con poca vegetación. El redeo de fondo es frecuentemente el método más simple para muestrear cuerpos de agua obstruidos por vegetación, hábitats de torrentes con acceso limitado o gran complejidad estructural y hábitats especiales, tales como oquedades en árboles.

En este trabajo, se utilizó un esquema de muestreo aleatorio estratificado por profundidad y ubicación de la línea de costa. Para esto se estableció una transecta de muestreo a lo largo del perímetro de la laguna. Este esquema asegura una cobertura razonablemente buena por profundidad y por línea de costa, mientras que también elimina el sesgo en la selección de los lugares de muestreo (Heyer *et al.*, 1994). Se realizaron muestreos de barrido con redes de superficie y de fondo. Los individuos capturados en cada unidad de esfuerzo (tres barridos de red consecutivos en un tramo de 1.5 m aprox.) eran fotografiados, y fijados en formol al 10% para su posterior identificación en laboratorio (Heyer *et al.*, 1994). Los renacuajos se identificaron a nivel de especie mediante la comparación de características tales como los espiráculos, los tubos anales y especialmente las hileras de dientes y placas mandibulares negras y queratinizadas.

Como consideración final, todas estas técnicas de muestreo fueron elegidas debido a que reflejan el mejor compromiso entre i: practicidad, ii: objetivos específicos, iii: eficiencia, e iv: impacto ambiental.



1.5 LITERATURA CITADA

- Angulo, A.; Rueda-Almonacid, J.V.; Rodriguez-Mahecha, J.V. y La Marca E. 2006. Técnicas de Inventario y Monitoreo para los anfibios de la Región Tropical Andina. Conservación Internacional, Serie Manuales de Campo. Panamericana Formas e Impresos, Bogotá, Colombia.
- Beebee, T. J. C. y Griffiths R.A. 2005. The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? *Biological Conservation*, 125: 271-285.
- Behm JE, Yang X y J Chen. 2013. Slipping through the Cracks: Rubber Plantation Is Unsuitable Breeding Habitat for Frogs in Xishuangbanna, China. *PLoS ONE* 8(9): e73688.
- Blaustein, A. R. y Belden, L. K. 2003. Amphibian defenses against ultraviolet b-radiation. *Evolution and Development*, 5: 89-97.
- Brown K. S. y Brown G. G. 1992. Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. In Whitmore T. C.; Sayer J. A. eds. *Tropical Deforestation and Species Extinction*. Pp 119-142 London: Chapman and Hall.
- Cardoso da Silva, J. M. y C. H. M. Casteleti. 2003. Status of the Biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil. Chapter 5: 43-59. En: Galindo-Leal, C & I. de G. Câmara (Eds) *The Atlantic Forest of South America. Biodiversity Status, threats and outlook*. The Center of Applied Biodiversity Science at Conservation International. Island Press. Washington-Covelo-London.
- Carey C y Alexander M. A. 2003. Climate changes and amphibian declines: isthere a link? *Diversity and distributions*. 9: 111-121
- Cockle, K. L., Leonard, M.L. y Bodrati, A. A. 2005. Presence and abundance of birds in an Atlantic forest reserve and adjacent plantation of shade-grown yerba mate in Paraguay. *Biodiversity and Conservation* 14: 3265-3288.
- Collins, J.P. y Storfer, A. 2003. Global amphibian declines: sorting the hypotheses. *Diversity and distributions*, 9: 89-98.
- De Angelo, C., Paviolo, A., Di Blanco, Y., y Di Bitetti, M. 2008. Guía de huellas de los mamíferos misioneros y otras áreas del subtrópico de Argentina.



CeIBA. Ediciones del Subtrópico. Tucumán. 120 pp.

- Di Bitetti, M. S. Placci, G. y Dietz L. A. 2003. Una vision de Biodiversidad para la Ecorregion del Bosque Atlántico del Alto Paraná: diseño de un paisaje para la conservación de la Biodiversidad y prioridades para las acciones de conservación. Washington D.C. World Wildlife Fund.
- Ernst, R. y Rodel, M. O. 2005. Anthropogenically induced changes of predictability in tropical anuran assemblages. *Ecology*, 86: 3111– 3118.
- Ernst, R.; Linsenmair, K. E. y Rodel, M. O. 2006. Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation*, 133: 143–155.
- Faria, D.R, Laps, R., Baumgarten, J. y Cetra, M. 2006. Bat and bird assemblages from forests and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic Forest of southern Bahia, Brazil. *Biodiversity Conservation* 15:587–612.
- Faruk, A., Belabut, D., Ahmad, N., Knell, R. J. y Garner, T. W. J. 2013. Effects of Oil-Palm Plantations on Diversity of Tropical Anurans. *Conservation Biology*, (27) 3: 615–624.
- Haddad, C. F. B. y Prado, C. P. A. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *BioScience*. 55(3): 207-217.
- Heyer, W. R. , M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. C. Hayek y M. S. Foster. 1994. *Monitorizing biological diversity: Standard Methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press.
- Hoffmann, M.; Hilton-Taylor, C. y Angulo, A. 2010. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science*, 330, 1503-1509.
- ICPB. 1992. *Putting biodiversity on the map: global priorities for conservation*. Cambridge, UK:ICPB. International & IUBS, Cambridge. Pp. 1-11.
- Jackson R. B., Banner J. L., Jobbágy E.G., Pockman W.T. y Wall D. H. 2002. Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands. *Nature* 418, 623–6.
- Laclau, P. 1994. La conservación de los recursos naturales renovables y el hombre en la selva Paranaense. *Boletín Técnico Fundación Vida*



Silvestre Argentina (20): 139.

- Lauck, B., 2005. Can life history studies contribute to understanding the impacts of clearfell logging on pond breeding anurans? A review. *Appl. Herp.* 2, 125–137.
- Le Maitre D. C., Versfeld D. B. & Chapman R. A. 2000. The impact of invading alien plants on surface water resources in South Africa: a preliminary assessment. *Water SA* 26, 397- 408.
- Ligier, H. D. 2000. Caracterización geomorfológica y edáfica de la provincia de Misiones. Informe para Fundación Vida Silvestre Argentina. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Corrientes.
- Lindenmayer, D. B. y Franklin, J. F. 2002. Conserving forest biodiversity: a comprehensive multiscaled approach. Island Press, Washington
- Lips, K. R.; Reaser, J. K.; Young, B. E. y Ibañez, R. 2001. Amphibian monitoring in Latin America: a protocol manual. *Herpetological Circulars*, 30: 1-116.
- Lynch, J. D. 1979. The amphibians of the lowland tropical forests. In: Duellman WE, editor. *The South American herpetofauna: Its origin, evolution and dispersal*. Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas. pp. 189–215. JD Lynch 1979 The amphibians of the lowland tropical forests. WE Duellman *The South American herpetofauna: Its origin, evolution and dispersal* Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas.
- Magura, T.; Tothmeresz, B. y Bordan, Z. 2000. Effects of nature management practice on carabid assemblages (Coleoptera: Carabidae) in a non-native plantation. *Biological Conservation*, 93:95–102.
- MAGyP (Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, Argentina). 2017. Sistema de información geográfica. Inventario Forestal. <https://datos.magyp.gob.ar/reportes.php?reporte=ForestalProduccion> Última ingreso abril 2017.
- Maritz, B.; Masterson, G.; Mackay, D. y Alexander, G. 2007. The effect of funnel trap type and size of pitfall trap on trap success: implications for ecological field studies. *Amphibia- Reptilia* 28: 321-328.
- Marsden, S.J., Whiffin, M., Galetti, M., 2001. Bird diversity and abundance in



- forest fragments and Eucalyptus plantations around an Atlantic forest reserve, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 10, 737–751.
- Martínez-Crovetto, R. 1963. Esquema fitogeografico de la provincia de Misiones (República Argentina). *Bonplandia*, Vol. 1, No. 3, pp. 171-223.
- McMenamin, S. K; Hadly, E. A; Wright, C. K. 2008. Climatic change and wetland desiccation cause amphibian decline in Yellowstone National Park. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105, 16988–16993.
- Merlinsky, G. 2013. Introducción. La cuestión ambiental en la agenda pública, en Merlinsky, Gabriela (comp.), *Cartografías del conflicto ambiental en la Argentina*, Buenos Aires, CICCUS, pp. 19-60.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B., Kent, J., 2002. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853–858.
- Pardini, R., Faria, D., Accacio, G. M., Laps, R. L. y Marianno-Neto, E. 2009. The challenge of maintaining biodiversity in the Atlantic forest: a multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. *Biol Conserv* 142: 1178–1190.
- Pardini, R.; Souza, S. M.; Braga-Neto, R. y Metzger, J. P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biology Conservation*, 124: 253–266.
- Parris, K. M. y Lindenmayer, D. B. 2004. Evidence that creation of a *Pinus radiata* plantation in south-eastern Australia has reduced habitat for frogs. *Acta Oecologica* 25 93–101.
- Peyras M., Vespa N. I., Bellocq M. I. y Zurita G. A. 2013. Quantifying edge effects: the role of habitat contrast and species specialization. *J. Insect Conserv.* 17, 807–20.
- Pimm, S. L.; Jenkins, C. N.; Abell, R.; Brooks, T. M.; Gittleman, J. L.; Joppa, L. N.; Raven, P. H.; Roberts, C. M.; y Sexton J. O. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. - *Science* 344: 1246752.
- Pineda E, H Halffter, C Moreno y F. Escobar. 2005. Transformación del bosque



- de niebla en agrosistemas cafetaleros: Cambios en las diversidades alfa y beta de tres grupos faunísticos. Pp. 177-190. En: Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic. 2005. Sobre Diversidad Biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma. m3m Monografías 3er Milenio, vol. 4. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza – España.
- Placucci, L.G. y M. Di Bitetti. 2005. Situación Ambiental en la Ecoregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná (Selva Paranaense). Pp. 197-210 en: Brown, AD; U Martínez Ortiz; M Acerbi & J Corcuera (eds.). La Situación Ambiental Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires, Argentina. 587 pp.
- Pounds, L. A.; Bustamante, M. R.; Coloma, L. A. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, 439, 161-167.
- Raman, T. R. S. 2006. Effects of habitat structure and adjacent habitats on birds in tropical rainforest fragments and shaded plantations in the Western Ghats, India. *Biodiversity and Conservation*, 15:1577–1607.
- Ramirez, D. 2016. *Acorralados por los pinos. Consecuencias del avance de la forestación en el Alto Paraná misionero*. En: Astelarra S; Beltramino T; Fernández L; Fernández Bouzo S; Langbehn L; Larsimont R; Martín F; Montera C; Ramírez D; Scharager A; Schmidt M; Tobías M; Toledo López V. Cartografías del conflicto ambiental en Argentina 2.1a ed. Gabriela Merlinsky Ed. Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Fundación CICCUS, 2016.384 pp.
- Ribeiro-Júnior, M. A.; Gardner, T. A. y Ávila-Pires, T. C. S. 2008. Evaluating the effectiveness of herpetofaunal sampling techniques across a gradient of habitat change in a tropical forest landscape. *Journal of Herpetology* 42: 733-749.
- Rice, C. G.; Jorgensen E. E. y Demarais, S. 1994. A comparison of herpetofauna detection and capture techniques in southern New México. *Texas Journal of Agriculture and Natural Resources* 7: 107-114.
- Richardson y Higgins 1998 Pines as invaders in the southern hemisphere. In: *Ecology and Biogeography of Pinus Pinus* (ed. D.M. Richardson) pp. 450–73. Cambridge University Press, Cambridge.



- Richardson D. M., Williams P. A. y Hobbs R. J. 1994. Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *J. Biogeogr.* 21, 511–27.
- Schmitz, D. C., Simberloff D., Hofstetter R. H., Haller W. y Sutton D. 1997. The ecological impact of non indigenous plants. In: *Strangers in Paradise: Impact and Management of Non indigenous Species in Florida* (eds D. Simberloff, D. C. Schmitz & T. C. Brown) pp. 39–61. Island Press, Washington, DC.
- Srur, M.; Gatti, F.; Benesovsky. V.; Herrera, J.; Melzew, R. y Camposano, M. 2007. Los tipos de vegetación y ambientes del Parque Nacional Iguazú y su distribución en el paisaje. En: Carpinetti, B.; M. Garciarena y M. Almirón (Eds.). 2009. *Parque Nacional Iguazú, Conservación y desarrollo de la Selva Paranaense de Argentina*. 1ª ed. Buenos Aires, Administración de Parques Nacionales. 302 págs.
- Stotz, D. F., Fitzpatrick, J. W., Parker, T. A. III y Moskovits, D. F. 1996. *Neotropical birds: ecology and conservation*. Chicago: University Chicago Press.
- Stuart, N. S., Chanson, J. S., Cox, N. A., y Young, B. E.. 2006. El estado global de los anfibios. En: Angulo A., J. V. Rueda-Almonacid, J. V. Rodríguez-Mahecha & E. La Marca (Eds.). 2006. *Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina*. Conservación Internacional. Serie Manuales de Campo N° 2. Panamericana Formas e Impresos S.A., Bogotá D.C. 298 pp.
- Szumik, C., Aagesenb L., Casagrande D., Arzamendiac V., Baldo D., Claps L., Cuezze F., Díaz Gomez J. M., Di Giacomo A., Giraudo A., Goloboff P., Gramajo C., Kopuchian C., Kretzschmar S., Lizarralde M., Molina A., Mollerach M., Navarro F., Nomdedeu S., Panizza A., Pereyra V., Sandoval V., Scrocchi G. y F. O. Zuloaga. 2012. Detecting areas of endemism with a taxonomically diverse data set: plants, mammals, reptiles, amphibians, birds, and insects from Argentina. *Cladistics*, 28: 317–329.
- Thiollay, J.-M. 1992. Influence of selective logging on bird species diversity in a Guianan rain forest. *Conservation Biology*, 6, 47-63.
- Thompson, G. G.; Withers, P.C.; Pianka, E.R. y Thompson, S. A. 2003. Assessing biodiversity with species accumulation curves; inventories of



- small reptiles by pit-trapping in Western Australia. *Austral Ecology* 28: 361-383.
- Umetsu, F.; Naxara, L. y Pardini, R. 2006. Evaluating the efficiency of pitfall traps for sampling small mammals in the Neotropics. *Journal of Mammalogy*, 87: 757-765.
- Urbina-Cardona, J. N. y Londoño-Murcia, M. C. 2003. Distribución de la comunidad de herpetofauna asociada a cuatro áreas con diferente grado de perturbación en la Isla Gorgona, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 27: 105-113.
- U.S. Environmental Protection Agency. 2002. Methods for evaluating wetland condition: using amphibian in bioassessments of wetlands. Washington, DC, EPA-822-R-02-022.
- Vitousek, P. M. 1990. Biological invasions and ecosystem processes; towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57, 7-13.
- Wake, D. B y Vredenburg, V. T. 2008. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105, 11466-11473.
- Wells, K. D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour* 25: 666-693.
- Zimmerman, B. L. 1994. Audio strip transects. Pp. 92-97 in Heyer, W.R., Donnelly, M.A., McDiarmid, R.W., Hayek, L.-A.C., & M.S. Foster (eds.): *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians*. Washington & London, Smithsonian Institution Press, 364 pp.
- Zurita, G.A., Rey, N., Varela, D.M., Villagra, M., Bellocq, M.I., 2006. Conversion of the Atlantic Forest into native and exotic tree plantations: effects on bird communities from the local and regional perspectives. *For. Ecol. Manage.* 235, 164-173.



PRIMERA PARTE: COMUNIDAD DE ANUROS DEL BOSQUE ATLÁNTICO DE MISIONES

El Kururu y el niño

Hace mucho tiempo el Kururú comprendió que un diluvio caería sobre la tierra y que el mundo estaba amenazado. Salió entonces en busca de un ser humano que lo escuchara, hasta que por fin dio con un niño que le prestó atención. A él le dijo: “es necesario que me des el fuego para guardarlo hasta que pase el diluvio”. El niño obedeció y le dio una brasa ardiente que el Kururú llevó consigo justo cuando caían las primeras gotas de lluvia. La humanidad entera desapareció a excepción de la familia del niño, la cual se salvó en una canoa. Cuando bajaron las aguas, el Kururú volvió a encontrar a la familia y les devolvió el fuego que había logrado conservar vivo.

Desde ese momento, en agradecimiento por habernos ayudado a sobrevivir, nosotros respetamos y protegemos al Kururú. El nos advierte y resguarda de las tormentas y sabemos que nuestra propia seguridad depende de su bienestar.

Relato guaraní, contado por Jose Fernández, comunidad Tekoa Arandú.

CAPITULO II
ATRIBUTOS DE LA COMUNIDAD

2.1 INTRODUCCION

La estructura de una comunidad biológica comprende la composición de especies, la abundancia de cada una de estas y la interacción entre las mismas (Vitt y Caldwell, 2009), y se caracteriza por persistir a pesar de que la composición de especies o sus abundancias cambien. Además, las comunidades biológicas presentan características identificables como por ejemplo el flujo de energía, los ciclos de nutrientes y el recambio de especies, que no se encuentran a nivel de las poblaciones y especies.

La riqueza de especies y la abundancia de individuos son características o atributos emergentes de las comunidades, y pueden variar según factores climáticos y geográficos, la heterogeneidad del hábitat o la aparición de alteraciones (Moreno, 2001). Al mismo tiempo, debido a la interacción de cada comunidad entre sí y con su entorno, estos atributos se ven también afectados por la realidad histórica del lugar que produce una secuencia temporal en la presencia y ausencia de especies (Ricklefs y Schluter, 1993).

En las comunidades de anuros, la distribución y abundancia de especies, y la composición de los ensambles (asociaciones de poblaciones de organismos interactuantes en una determinada escala espacial y temporal), estarían también limitadas por condiciones ambientales tales como los regímenes de humedad y temperatura, la disponibilidad de nutrientes y la estructura física del hábitat (Neave *et al.*, 1996; Parris, 2004). Específicamente los factores abióticos son una función del ambiente físico y las tolerancias fisiológicas de cada especie a las condiciones ambientales determinarían su presencia o ausencia, como también la abundancia de sus miembros en una comunidad local (Sanchez *et al.*, 2007).

Variables ambientales como la temperatura y las precipitaciones tienen influencia sobre todos los procesos químicos, físicos y



fisiológicos de los anuros. La temperatura, particularmente, afecta el sistema energético, desempeño muscular, comportamiento, digestión, intercambio de agua, las funciones inmunes y la susceptibilidad a enfermedades y a la depredación (Lillywhite, 2009). Por otro lado, la mayoría de las especies requieren de agua para completar su ciclo de vida bifásico.

Más aún, la temperatura y las precipitaciones son considerados factores críticos para la actividad reproductiva de las comunidades de anuros (Blair, 1960; Heusser y Ott, 1968; Heinzmann, 1970). Es conocido que las tasas de desarrollo y la supervivencia, tanto de los huevos como de las larvas de anuros dependen en forma crítica de la temperatura (Moore, 1939), por lo que es razonable esperar que la temperatura sea una de las influencias primarias exógenas sobre la reproducción (Navas y Bevier, 2001). De las variables abióticas generalmente consideradas, se encontró que la temperatura era el predictor más común de la actividad reproductiva, seguido por las precipitaciones (Dorcas y Foltz, 1991; Fukuyama y Kusano, 1992; Henzi *et al.*, 1995; Brooke *et al.*, 2000; Ossen y Wassersug, 2002).

A nivel poblacional también existen una serie de atributos estructurales, como los patrones de distribución espacial, la estructura de edades y la proporción de sexos, que reflejan la capacidad de responder a cambios en ambientes heterogéneos (Scholwalter, 2006).

La proporción de edades reflejará si la población se encuentra en crecimiento (cantidad elevada de estadios inferiores), declive (alto número de estadios adultos) o es estable (mayor cantidad de individuos en estadio reproductivo). Por otra parte, la proporción de sexos indicará el potencial reproductivo de la población, donde una relación 1:1 representa una importancia igual en los roles de ambos sexos (Scholwalter, 2006).

Las diferencias en los patrones de actividad y ciclos reproductivos de las distintas entidades biológicas suelen jugar un rol importante en



la estructura temporal de los ensambles de anuros, y estas diferencias resultan en distintos ensambles a lo largo del tiempo (Fitzgerald *et al.*, 1999).

Los atributos de la comunidad aquí mencionados, pueden sufrir modificaciones en función de diferentes procesos poblacionales tales como la natalidad, mortalidad y migración; al tiempo que cada uno de estos procesos está determinado por una variedad de factores ambientales y ecológicos. La cuantificación de estos parámetros junto al estudio de sus fluctuaciones y los posibles factores que las producen, permiten el seguimiento de la dinámica de las poblaciones (Scholwalter, 2006).

El conocimiento sobre la estructura y la dinámica de la comunidad de anuros del Bosque Atlántico se ha incrementado durante los últimos años. Sin embargo, la mayoría de los trabajos publicados han sido realizados en Brasil (Heyer *et al.*, 1990; Guix *et al.*, 2000; Bertoluci y Rodrigues, 2002; Toledo *et al.*, 2003; Conte y Machado, 2005; Vasconcelos y Rossa-Feres, 2005; Conte y Rossa Feres, 2006; Bertolucci *et al.*, 2007; Moraes, 2007; Zina *et al.*, 2007; Lucas y Forters, 2008) y en la Republica del Paraguay (Núñez, 2012; Wood *et al.*, 2013). En nuestro país, hasta el momento, solo se ha publicado un trabajo sobre la comunidad de anuros del Bosque Atlántico Interior (Lescano *et al.*, 2013). Por lo tanto, tomando a consideración la importancia de una ecorregion como el Bosque Atlántico y la escasa información existente en nuestro país sobre su comunidad de anuros, el principal objetivo de este capítulo fue caracterizar la comunidad de anfibios anuros del Bosque Atlántico Interior, mediante atributos como la riqueza y abundancia de especies, y su relación con la temperatura y precipitación; representando un primer conjunto de datos que pueden ayudar en el manejo y conservación de las especies de anuros



registradas para esta ecorregion de nuestro país, como así también en el diseño de estudios posteriores.

2.1.1 Objetivos

- ✓ Caracterizar la comunidad de anuros, mediante atributos como la riqueza y abundancia de especies, y su relación con la temperatura media mensual y la precipitación acumulada.
- ✓ Analizar la estructura y dinámica de las poblaciones más abundantes.
- ✓ Evaluar la efectividad obtenida por cada técnica de muestreo empleada, en función de la riqueza y abundancia registradas.

2.2 METODOLOGIA

2.2.1 Muestreo de anuros

Durante dos años consecutivos (agosto 2012 - agosto 2014), todos los sitios (Fig. 17) fueron relevados con una frecuencia mensual, independientemente de las condiciones climáticas. En cada muestreo mensual y en cada sitio se procedió a realizar las tres técnicas: trampas de caída (TC), transectas de bandas auditivas (TBA) y muestreo larval (ML) (véase Capítulo I, inciso 1.4 *Técnicas de muestreo*). Durante cada muestreo mensual, el primer día se arribaba al sitio en horas de la tarde-noche, para activar las trampas de caída y realizar el muestreo por transectas de bandas auditivas. El segundo día los sitios se visitaban de mañana, para revisar las trampas de caída y realizar el



muestreo larval. Por último el tercer día se revisaban y desactivaban las trampas de caída. Cada día eran relevados dos sitios simultáneamente, uno en ambientes de BA y otro de MF, con el fin de que las condiciones climáticas diarias sean compartidas.



Figura 17. Imágenes de los sitios de muestreo del BA (A, B y C) y del MF (D, E y F). A-sitio A (PN Iguazú), B- sitio B (PN Iguazú), C-sitio C (PP Urugua-í), D-sitio D (Lote Alto Yasy), E-sitio E (Lote Los Mondahá) y F-sitio F (Lote T Norte).



2.2.1.1 Trampas de caída (TC). Las trampas estuvieron activas durante 72 hs por mes y fueron revisadas diariamente. Durante la revisión, todos los individuos colectados fueron identificados, marcados y luego liberados. La determinación de los sexos se realizó basándose en caracteres sexuales secundarios. En el caso de los machos por callosidades nupciales o sacos vocales oscuros. En el caso de las hembras su condición de madurez se verificó por observación directa de los huevos vistos por transparencia a través de la piel. Ya sea por tamaño, o por no presentar caracteres secundarios, el resto de los individuos fueron considerados juveniles. Se pesaron mediante una balanza portátil OHAUS de 1 kg con una precisión de ± 0.1 gr. Las medidas morfométricas se tomaron mediante un calibre digital con precisión ± 0.01 mm. Se midió la longitud del cuerpo, desde la punta del hocico hasta la cloaca (LHC). El ancho máximo de la cabeza (AC) se midió por detrás de los ojos; y la longitud tibio-fibula (TF).

Cada individuo capturado fue marcado, a través de la técnica de corte de falange, con el fin de evitar ser recontados y estimar así una abundancia poblacional de manera confiable (Donnelly *et al.*, 1994). Las marcas hacían referencia al número del muestreo donde eran capturados los individuos. Por último, se registró el número de la batería donde cada individuo era capturado.

También, en todos los sitios y en cada muestreo, se registraban las variables ambientales diarias: temperatura del aire, humedad relativa (mediante termohigrometro), precipitación diaria (con pluviómetro), y precipitaciones en los últimos días (Anexo I, Fig. 1).

Para determinar las especies de anuros se siguió las nomenclaturas de Faivovich *et al.* (2005) y Frost *et al.* (2006). Los ejemplares que no pudieron ser identificados, fueron fijados para un



posterior análisis en laboratorio.

2.2.1.2 Transectas de bandas auditivas (TBA). El muestreo se realizó en horas de la tarde-noche (19 hs – 20hs) y consistió en recorrer cada transecta por 10 minutos, registrando las especies vocalizando. Se estableció un índice de vocalización de 1-4, siendo 1 un macho vocalizando, 2 un coro de 2 a 5 machos, 3 un coro de 6 a 10 machos y 4 coros mayores a 10 machos (Bishop *et al.*, 1994) (Anexo I, Fig. 2). Sin embargo, en algunas ocasiones resultó muy difícil registrar de manera inequívoca la cantidad de machos vocalizando debido a la elevada cantidad de individuos conformando los coros. Por esto, a partir de esta técnica se desprenden datos cualitativos de presencia/ausencia de especies, y no cuantitativos de abundancia o densidad.

2.2.1.3 Muestreo larval (ML). Este muestreo se realizó en horas de la mañana (8 hs - 9 hs) y consistió en realizar, dentro de la transecta de muestreo previamente establecida en el cuerpo de agua, tres barridos de copo consecutivos en una tramo de 1.5 m aproximadamente. Los individuos colectados por el copo fueron fotografiados, y fijados en formol al 10% (Heyer *et al.*, 1994; ASIH *et al.*, 2001) para el posterior análisis en laboratorio (identificación y determinación de su estadio según Gosner (1960) (Anexo I, Fig. 3).

2.2.1.4 Registro de presencia-ausencia de puestas. Durante el muestreo de las transectas auditivas se registro la presencia de puestas o huevos en los cuerpos de agua.

En todos los sitios y en cada muestreo también se registraron las condiciones climáticas: temperatura del aire, temperatura del agua, humedad relativa (mediante termohigrometro con sonda), precipitación diaria (mediante pluviómetro), y precipitaciones en los últimos días previos a cada muestreo (Anexo I, Fig. 3). Los especímenes fijados para



su posterior identificación fueron depositados en el Instituto de Biología Subtropical, Colección Herpetológica LGE IBS-UnaM (Sistema Nacional de Datos Biológicos 240-249).

2.2.2 Caracterización de las variables climáticas

Los registros de las variables climáticas se obtuvieron de la estación meteorológica ubicada en el Aeropuerto Internacional de Puerto Iguazú “Mayor Carlos E. Krause”, de dominio público. A partir de los registros diarios, se calcularon las medias mensuales para la temperatura y humedad, para el primer (08/12-07/13) y segundo (08/13-07/14) año de muestreo. Las precipitaciones medias mensuales también se graficaron para los dos años de muestreo. Mediante el análisis de la varianza (ANOVA) se evaluó si existieron diferencias significativas entre las medias mensuales para estas tres variables, entre el primer y segundo año de muestreo, las cuales pudieran tener efecto sobre el trabajo de campo. Para este análisis se utilizó el software PAST v 1.89 (Hammer *et al.*, 2009)

2.2.3 Cálculo de los atributos de la comunidad

2.2.3.1 Riqueza de especies

Se estimó la riqueza específica acumulada, expresada como el total de especies registradas durante todo el período de estudio (agosto 2012- agosto 2014) mediante las tres técnicas de muestreo (Morneau *et al.*, 1999).

Se examinó la variación mensual de la riqueza específica registrada durante el tiempo de muestreo. Para esto, se graficó la riqueza específica registrada en cada mes mediante las tres técnicas (TC, TBA, ML) versus la temperatura media mensual y la precipitación



mensual acumulada.

2.2.3.2 Abundancias total y relativa

La abundancia total de individuos fue calculada como el número total de individuos capturados durante todo el período de estudio (agosto 2012- agosto 2014), mediante las técnicas de trampas de caída (TC) y muestreo larval (ML). Se calcularon las abundancias relativas del muestreo total, y dentro de cada técnica (TC y ML), expresadas como la proporción de individuos de una especie en relación al número total de especímenes. La técnica de bandas auditivas solo registro presencia (1) o ausencia (0) de especies. Se compararon también las abundancias de individuos de cada estadio por ambiente (BA y MF).

2.2.3.3 Relación entre comunidad de anuros y variables climáticas

Temperatura media mensual. Se evaluó la relación entre los atributos de la comunidad (riqueza, abundancia total, de adultos y larvas) y la temperatura media mensual registrada en todo el periodo de estudio. Se comparó la relación de estas variables, para la comunidad de anuros del Bosque Atlántico (BA) y del Monocultivo Forestal (MF).

Precipitación acumulada. Se evaluó la relación entre los atributos de las comunidades (riqueza, abundancia total, de adultos y larvas) y la precipitación media registrada en todo el periodo de estudio. Se comparó la relación de estas variables, para la comunidad de anuros del Bosque Atlántico (BA) y del Monocultivo Forestal (MF).

2.2.3.4 Análisis de la estructura y dinámica poblacional

Se evaluó la variación mensual en la abundancia relativa de estadios adulto, juvenil, larval y de sexos, para la totalidad del muestreo.



2.2.3.5 Análisis de la dinámica de las poblaciones más abundantes

Se evaluaron las variaciones mensuales de las abundancias absolutas, por sexo y por estadio (larva-juvenil-adulto) de *Physalaemus cuvieri*, *Odontophryus americanus*, *Elachistocleis bicolor*, *Leptodactylus mystacinus* y *Rhinella ornata*.

2.2.4 Análisis estadístico

Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) para comparar las abundancias de individuos por estadio y por ambiente. Estos análisis se realizaron utilizando el programa PAST v 1.89 (Hammer *et al.*, 2009).

Se corroboró la normalidad de los datos mediante el test estadístico de Shapiro-Wilks. La relación entre los atributos de la comunidad (riqueza, abundancia total, de adultos y larvas) y las variables climáticas (temperatura media mensual y precipitación acumulada) se calculó mediante el análisis de regresión y correlación de Spearman (Zar, 1999) ajustado a un modelo lineal (nivel de significancia 0.05). La relación entre las variables abundancia total y de adultos y la precipitación acumulada se ajustó a un modelo no lineal, gaussiano (nivel de significancia 0.05). Estos análisis se realizaron utilizando el programa Sigma Plot v 10.0 (Systat Software Inc., USA).

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Variables climáticas

Durante el primer y segundo año de trabajo de campo las condiciones climáticas no presentaron diferencias significativas ($P=0.797$, $F=0.06$, $n=17568$). La temperatura media en el primer año (08/12-07/13) fue de 21.85 °C y en el segundo año (08/13-07/14)



21.45 °C. El mes de febrero del segundo año fue el de mayor temperatura promedio (27°C), con máximas de 31°C. El mes con valores promedios más bajos fue agosto de 2013, donde se registró una temperatura promedio de 15.38°C, con mínimas de 7°C (Fig. 18).

El valor de humedad promedio para el primer año fue 85.77% y para el segundo año 88.35%, sin diferencias significativas ($P=0.833$, $F=0.045$, $n= 17568$). Tanto en el primer como en el segundo año de muestreo el mes con mayor humedad media fue el mes de junio (94%) (Fig. 18).

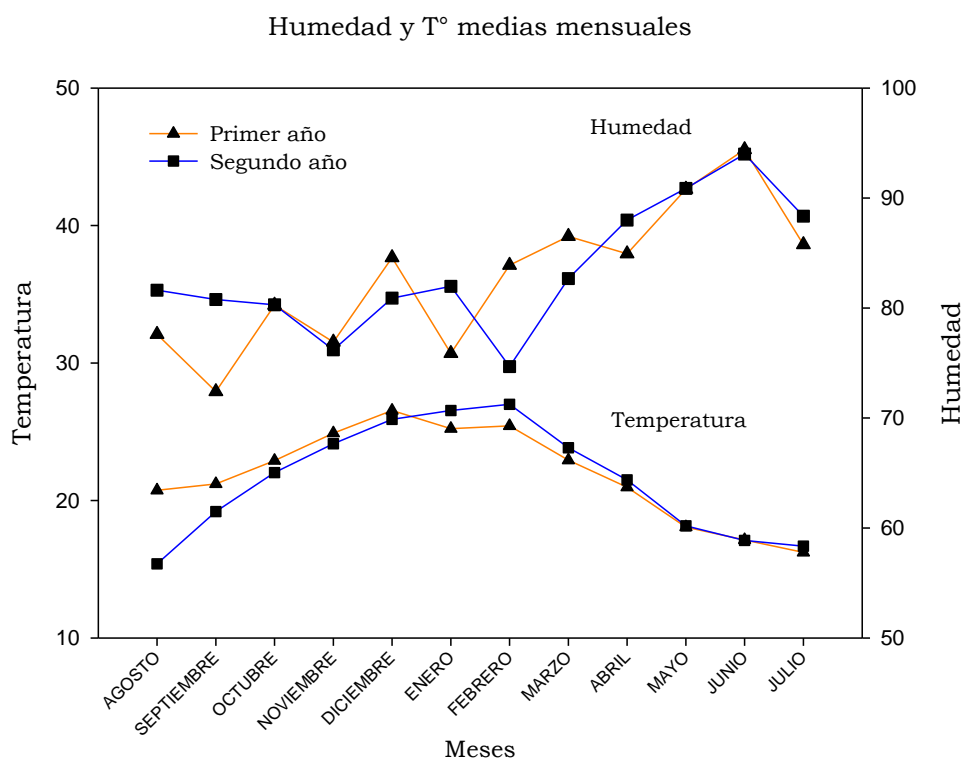


Figura 18. Curvas de temperatura y humedad medias mensuales para el primer año (08/12-07/13) y segundo año (08/13-07/14) de muestreo.

Las precipitaciones medias anuales del primer y segundo año no presentaron diferencias significativas ($P=0.4529$, $F=0.56$, $n=17568$). La precipitación media acumulada para el primer año fue 112.90 mm y del segundo año 138.19 mm. El mes de junio de 2013 fue el que presentó



mayor precipitación acumulada mensual (223.76 mm), con lluvias de hasta 55 mm diarios. El mes más seco fue agosto de 2012 con 8.38 mm de precipitación acumulada mensual (Fig. 19).

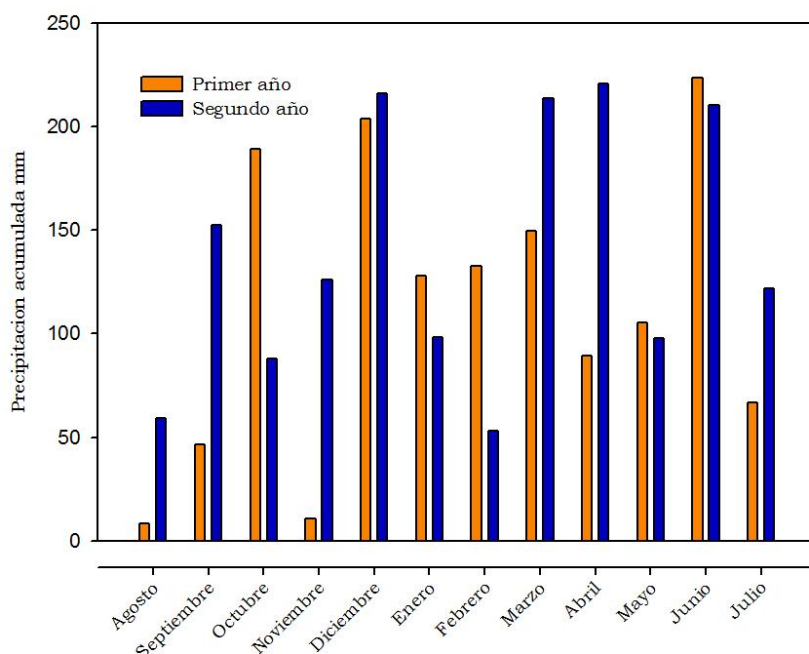


Figura 19. Precipitaciones medias mensuales para el primer año (08/12-07/13) y segundo año (08/13-07/14) de muestreo.

2.3.2 Riqueza de especies

La riqueza específica acumulada para ambos ambientes, fue de 21 especies, de las cuales 10 pertenecen a la familia Hylidae, 6 a Leptodactylidae, mientras que las familias Bufonidae y Cycloramphidae contaron con dos especies cada una y Microhylidae con una especie (Tabla I).



Anura		TC	ML	TBA
Bufonidae				
	<i>Rhinella ornata</i> (Spix 1824)	1	1	0
	<i>Rhinella schneideri</i> (Werner 1894)	1	0	0
Cycloramphidae				
	<i>Odontophrynus americanus</i> (Duméril&Bibron 1841)	1	1	1
	<i>Proceratophrys avelinoi</i> (Mercadal del Barrio & Barrio 1993)	1	1	0
Hylidae				
	<i>Aplastodiscus perviridis</i> (Lutz 1950)	0	0	1
	<i>Dendropsophus minutus</i> (Peters 1872)	0	1	1
	<i>Dendropsophus nanus</i> (Boulenger 1889)	0	1	1
	<i>Hypsiboas caingua</i> (Carrizo 1991)	0	1	1
	<i>Hypsiboas faber</i> (Wied-Neuwied 1821)	0	0	1
	<i>Itapothyia langsdorffii</i> (Duméril&Bibron 1841)	0	1	0
	<i>Scinax berthae</i> (Barrio 1962)	0	1	0
	<i>Scinax clado</i> Rubber	0	1	0
	<i>Scinax fuscovarius</i> (Lutz 1925)	0	1	1
	<i>Scinax squalirostris</i> (Lutz 1925)	0	0	1
	<i>Trachycephalus typhonius</i> (Linnaeus 1758)	0	1	0
Leptodactylidae				
	<i>Leptodactylus gracilis</i> (Duméril&Bibron 1841)	0	0	1
	<i>Leptodactylus elenae</i> (Heyer 1978)	1	0	1
	<i>Leptodactylus fuscus</i> (Schneider 1799)	1	0	0
	<i>Leptodactylus latrans</i> (Steffen 1815)	1	1	0
	<i>Leptodactylus mystacinus</i> (Burmeister 1861)	1	0	1
	<i>Physalaemus cuvieri</i> (Fitzinger 1826)	1	1	1
Microhylidae				
	<i>Elachistocleis bicolor</i> (Guérin-Meneville 1838)	1	1	0
Especies registradas según técnica		Σ =10	Σ =14	Σ =12

Tabla I. Presencia (1)/Ausencia (0) de las 21 especies registradas según las técnicas de Trampas de Caída (TC), Muestreo Larval (ML) y Transectas de Bandas Auditivas (TBA), durante todo el periodo de estudio (ago 2012 - ago 2014)

A partir de las especies registradas, consideramos para el cálculo de la riqueza y abundancia aquellas correctamente determinadas hasta la categoría de especie. Esto excluye al grupo *Scinax clado rubber*, obtenido a partir del ML, siendo que el mismo podría tratarse de una única especie o varias (*Sc. fuscovarius*, *Sc. perereca*, *Sc. squalirostris*, *Sc. nasicus*). Así del total de especies halladas (S=21), solo 2 fueron registradas por los tres métodos de muestreo, el Cycloramphidae *Odontophrynus americanus* y el Leptodactylidae *Physalaemus cuvieri* (Tabla I).

La técnica de muestreo **TC** registro el 47.61% de la riqueza específica acumulada (S = 10 especies, n = 964 individuos). Esta técnica registró el 100% de las especies de las familias Bufonidae, Cycloramphidae y Microhylidae; y 80% de Leptodactylidae. No capto ningún Hylidae.

La técnica de muestreo **ML** registro el 66.6% de la riqueza específica acumulada (S= 14 especies, n= 151 individuos). Del total de especies halladas, esta técnica registró el 100% de las especies de las familias Bufonidae, Cycloramphidae y Microhylidae; 72.2 % de Hylidae y 20% de Leptodactylidae.

La técnica **TBA** obtuvo 57.14% de la riqueza específica acumulada (S= 12 especies, n= 52 registros). Del total de las especies, registró 63.63% de Hylidae, 60% de Leptodactylidae y 50% de Cycloramphidae. No capto Microhilidos ni Bufonidos.

El muestreo de puestas no registro puestas o huevos en los cuerpos de agua.

Las especies *Leptodactylus fuscus* y *Rhinella schneideri* fueron registradas exclusivamente por las **TC**. Las especies *Aplastodiscus perviridis*, *Hypsiboas faber*, *Leptodactylus gracilis* y *Scinax squalirostris* fueron detectadas solo por la técnica de **TBA**. Por último, las especies



Itapothyia langsdorffii, *Scinax berthae*, *Scinax clado ruber* y *Trachycephalus typhonius* fueron detectadas exclusivamente por el muestreo larval.

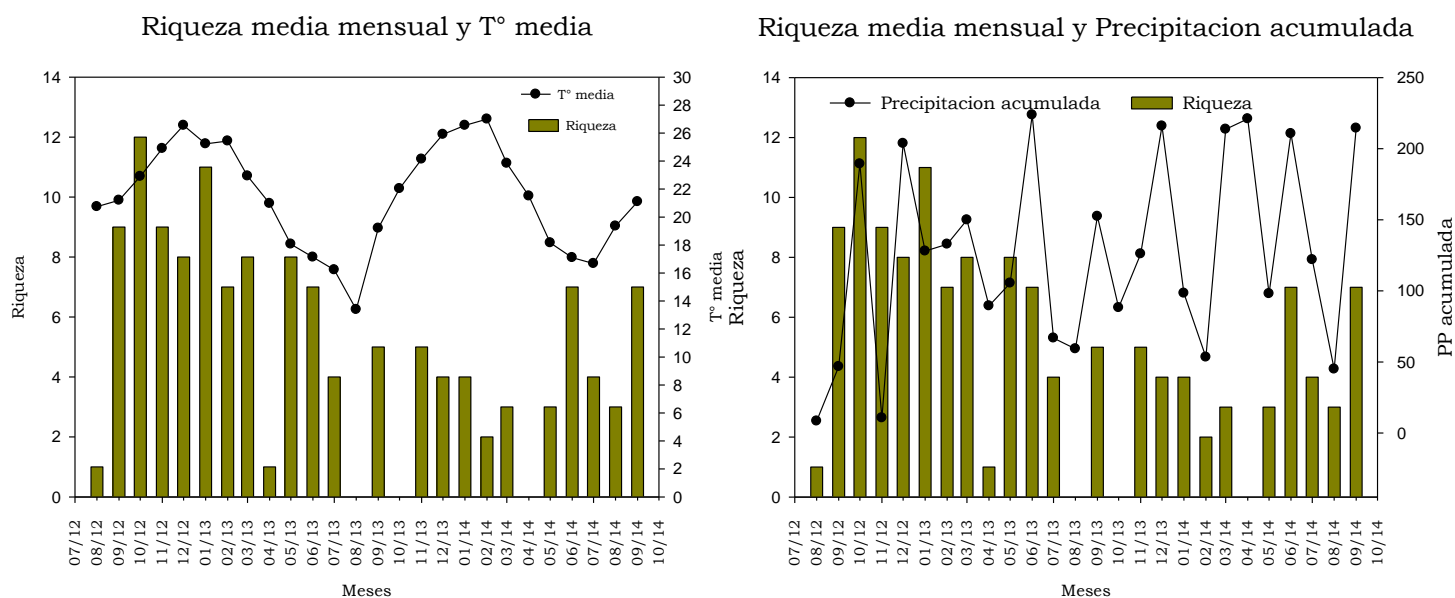


Figura 20. Variación mensual de la riqueza de especies registrada por las TBA, TC y ML, relacionada con A- la temperatura media mensual y B- precipitación mensual acumulada del área de estudio.

En octubre 2012 y enero 2013, se registro la mayor riqueza específica para todo el periodo de estudio, con 12 y 11 especies respectivamente. Durante el primer año se observa que la riqueza específica acumulada tiende a una relación positiva, sin llegar a ser significativa con la temperatura (Tabla III), en los meses de septiembre a enero. Sin embargo, este patrón no se repitió durante el segundo año. En agosto y octubre 2013, por cuestiones logísticas, no se realizó el muestreo. En abril de 2014 no se halló ningún individuo.

2.3.3 Abundancias absoluta y relativa

La abundancia absoluta de individuos capturados mediante las TC y ML en todos los sitios de muestreo durante los 24 meses de estudio fue de 1.115 individuos (Tabla II).



Anura	TC		ML		Abund.
Bufonidae	Ab. total	Ab. Rel. (%)	Ab. total	Ab. Rel. (%)	Total
<i>Rhinella ornata</i>	15	1.6	23	15.2	38
<i>Rhinella schneideri</i>	2	0.2	0	0	2
Cycloramphidae					
<i>Odontophrynus americanus</i>	154	16.0	5	3.3	159
<i>Proceratophrys avelinoi</i>	1	0.1	11	7.3	12
Hylidae					
<i>Aplastodiscus perviridis</i>	0	0	0	0	
<i>Dendropsophus minutus</i>	0	0	4	2.6	4
<i>Dendropsophus nanus</i>	0	0	1	0.7	1
<i>Hypsiboas caingua</i>	0	0	2	1.3	2
<i>Hypsiboas faber</i>	0	0	0	0	
<i>Itapothyia langsdorffii</i>	0	0	20	13.2	20
<i>Scinax berthae</i>	0	0	22	14.6	22
<i>Scinax clado Rubber</i>	0	0	23	15.2	23
<i>Scinax fuscovarius</i>	0	0	12	7.9	12
<i>Scinax squalirostris</i>	0	0	0	0	
<i>Trachycephalus typhoni</i>	0	0	14	9.3	14
Leptodactylidae					
<i>Leptodactylus gracilis</i>	0	0	0	0	
<i>Leptodactylus elenae</i>	15	1.6	0	0	15
<i>Leptodactylus fuscus</i>	1	0.1	0	0	1
<i>Leptodactylus latrans</i>	40	4.1	1	0.7	41
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	39	4.0	0	0	39
<i>Physaleamus cuvieri</i>	590	61.2	12	7.9	602
Microhylidae					
<i>Elachistocleis bicolor</i>	107	11.1	1	0.7	108
Abundancia por técnica de muestreo	964		151		1115

Tabla II. Abundancias total y relativa de las especies encontradas mediante las Trampas de caída (TC) y Muestreo Larval (ML).

En términos de abundancia absoluta de adultos, las especies más abundantes fueron *Physalaemus cuvieri*, *Odontophrynus americanus* y *Elachistocleis bicolor*, representando el 88.3 % de las abundancias registradas. El resto de las especies presentaron abundancias menores al 5 % (Tabla II).

En términos de abundancia absoluta de larvas, las especies más abundantes fueron *Rhinella ornata*, *Scinax clado ruber*, *Scinax berthae* e *Itapothyla langsdorffii* representando el 58.2 % de las abundancias registradas. El resto de las especies presentaron abundancias menores al 10 % (Tabla II).

Del total de los individuos capturados considerando las técnicas de TC y ML, el 62.63% (n= 698) pertenecen a la familia Leptodactylidae, el 15.33 % a la familia Cycloramphidae (n= 171), mientras que el resto de las familias tiene representaciones menores al 10%.

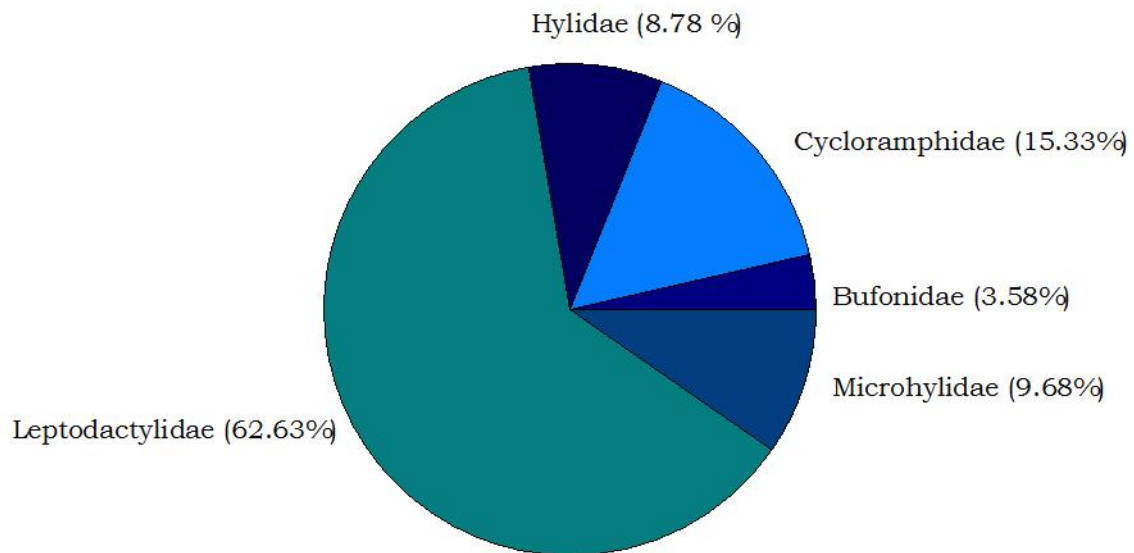


Figura 21. Abundancia relativa de individuos por familia

Considerando el ambiente de BA la abundancia absoluta por estadio fue 315 individuos adultos, 466 ejemplares en estadio juvenil y 135 larvas, mientras que para el MF se encontraron 181 adultos, 12 juveniles y 18 ejemplares en estadio larval. Al comparar las



abundancias absolutas de los distintos estadios por ambiente, se encontraron diferencias que tienden a ser significativas en la abundancia de larvas por ambiente (ANOVA, ambiente*mes: $F_{1, 45}=4.053$, $P=0.0502$).

La técnica de muestreo que registró más individuos fue la de trampas de caída (TC), obteniendo 6 veces más especímenes que el muestreo larval (ML) (Tabla II).

Las abundancias absolutas se distribuyeron a lo largo de los meses de estudio como muestra la Figura 22.

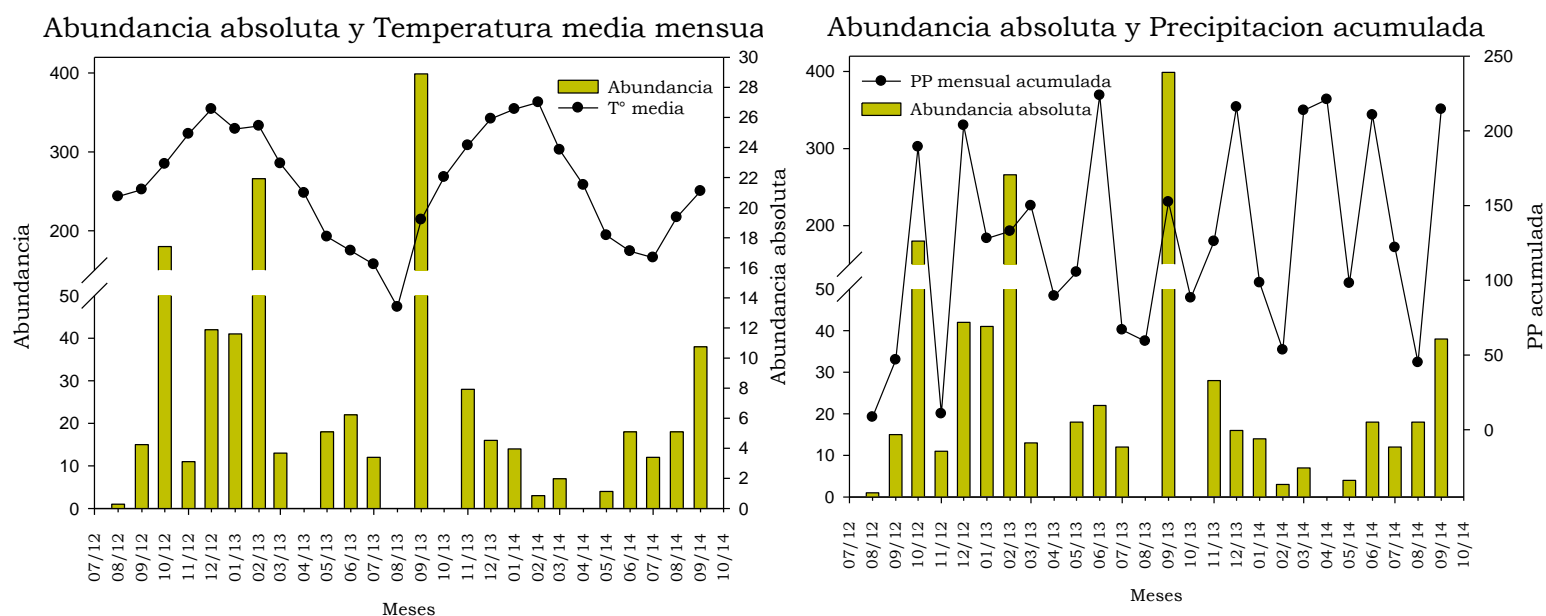


Figura 22. Variación mensual de la abundancia absoluta registrada por las TC y ML, relacionada con A- la temperatura media mensual y B- precipitación mensual acumulada del área de estudio.

Los meses de mayor abundancia de individuos adultos fueron octubre 2012 ($n=180$ individuos), febrero 2013 ($n=266$) y septiembre 2013 ($n=399$) (Fig. 22). Tanto en abril 2013 y 2014 no se registró ningún individuo, con TC y ML. En agosto y octubre 2013, por cuestiones logísticas, no se pudo realizar el muestreo.



La tasa de recaptura fue muy baja durante todo el muestreo. En el BA se recapturó un unico ejemplar de *O. americanus*, mientras que en el MF solo se recapturaron dos ejemplares de *E. bicolor*. Por lo tanto, para el primer ambiente la tasa varió entre 0-0.13%, mientras que en el MF estuvo entre el 0-1.01%.

2.3.4 Relación entre comunidad de anuros y variables climáticas

2.3.4.1. Temperatura media mensual.

Se registró una relación significativa y negativa entre la abundancia de larvas y la temperatura media mensual para el ambiente de Monocultivo Forestal ($R^2= 0.27$, $P= 0.009$; Tabla III). No ocurrió lo mismo con la abundancia de larvas para el BA. La riqueza, abundancias totales y de adultos tampoco respondieron de manera lineal a la temperatura (Tabla III).

T° media mensual	Ambiente BA		Ambiente MF	
Riqueza	Ecuación	R ²	Ecuación	R ²
T° vs Riqueza	$y= 20.3298 + 0.2905 x$	0.072 (ns)	$y= 3.5331 - 0.0125 x$	0.0004 (ns)
Abundancia				
T° vs Ab. total	$y= -9.9466 + 2.3735 x$	0.011 (ns)	$y= 40.1785 - 1.4126 x$	0.035 (ns)
T° vs Ab. de larvas	$y= -4.8024 + 0.4897 x$	0.021 (ns)	$y= 6.4639 - 0.2607 x$	0.279 (**)
T° vs Ab. de adultos	$y= -5.1442 + 1.8838 x$	0.007 (ns)	$y= 33.7146 - 1.1519 x$	0.023 (ns)

Tabla III. Relación entre la temperatura media mensual y la riqueza, la abundancia total, la abundancia de adultos y la abundancia de larvas, para los ambientes de BA y MF considerando todo el periodo de estudio ($P = 0.0095$, ns = no significativo $P > 0.05$).**

2.3.4.2 Precipitación acumulada.

Se registró una relación significativa entre la precipitación mensual acumulada y la abundancia total y de adultos para el ambiente de Bosque Atlántico (Tabla IV, Fig. 23). No ocurrió lo mismo con estas variables para el ambiente de Monocultivo Forestal. La



relación de la riqueza y la abundancia de larvas con la precipitación de ambos ambientes tampoco fueron significativas. (Tabla IV).

PP acumulada	Ambiente BA		Ambiente MF	
Riqueza	Ecuación	R ²	Ecuación	R ²
PP vs Riqueza	$y = 4.2659 + 0.0042 x$	0.009 (ns)	$y = 3.1868 - 0.0005 x$	0.0003 (ns)
Abundancia				
PP vs Ab. total	$y = 208.7037 \cdot \exp(-.5 \cdot ((x - 164.5472) / 24.3026)^2)$	0.4683 (*)	$y = -0.3716 + 0.2485 x$	0.0722 (ns)
PP vs Ab. de larvas	$y = 4.0855 + 0.0115 x$	0.0056 (ns)	$y = 0.4183 + 0.0025 x$	0.0122 (ns)
PP vs Ab. de adultos	$y = 187.5933 \cdot \exp(-.5 \cdot ((x - 161.8640) / 23.6226)^2)$	0.448 (**)	$y = 2.8743 + 0.0401 x$	0.0138 (ns)

Tabla IV. Relación entre la precipitación mensual acumulada y la riqueza, la abundancia total, la abundancia de adultos y la abundancia de larvas, para los ambientes de BA y MF considerando todo el periodo de estudio (*p= 0.0013, ** p = 0.0019, ns = no significativo p>0.05).

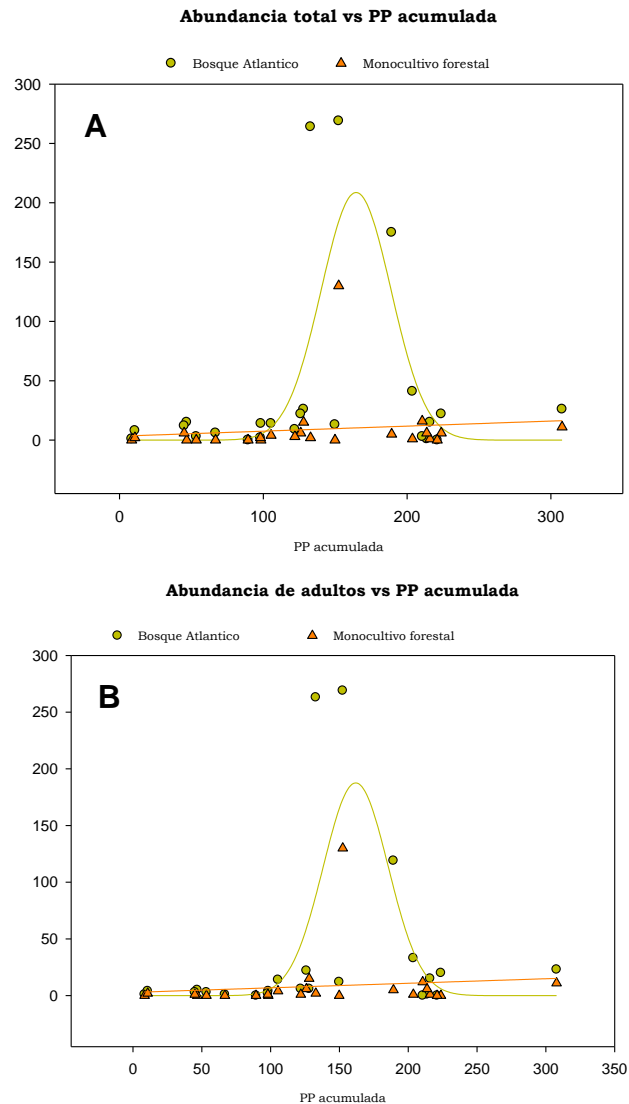


Figura 23. Regresiones la precipitación mensual acumulada y A-



Abundancia total, B-Abundancia de individuos adultos del BA y MF.

2.3.5 Análisis de la estructura y dinámica poblacional

La variación mensual entre estadios para ambos ambientes, mostró que los adultos estuvieron presentes casi todo los meses del año con abundancias relativamente similares, con excepción de los meses de picos de abundancia máxima (septiembre y octubre). El único mes que no se encontraron fue en abril de 2013 y de 2014 (Fig. 24). Los juveniles estuvieron presentes en los meses de septiembre-octubre, diciembre y febrero, en la mayoría de los casos, en número de individuos superior a los adultos. Las larvas se encontraron en abundancias bajas desde junio a enero, con un pico de abundancias durante octubre de 2012 (Fig. 24).

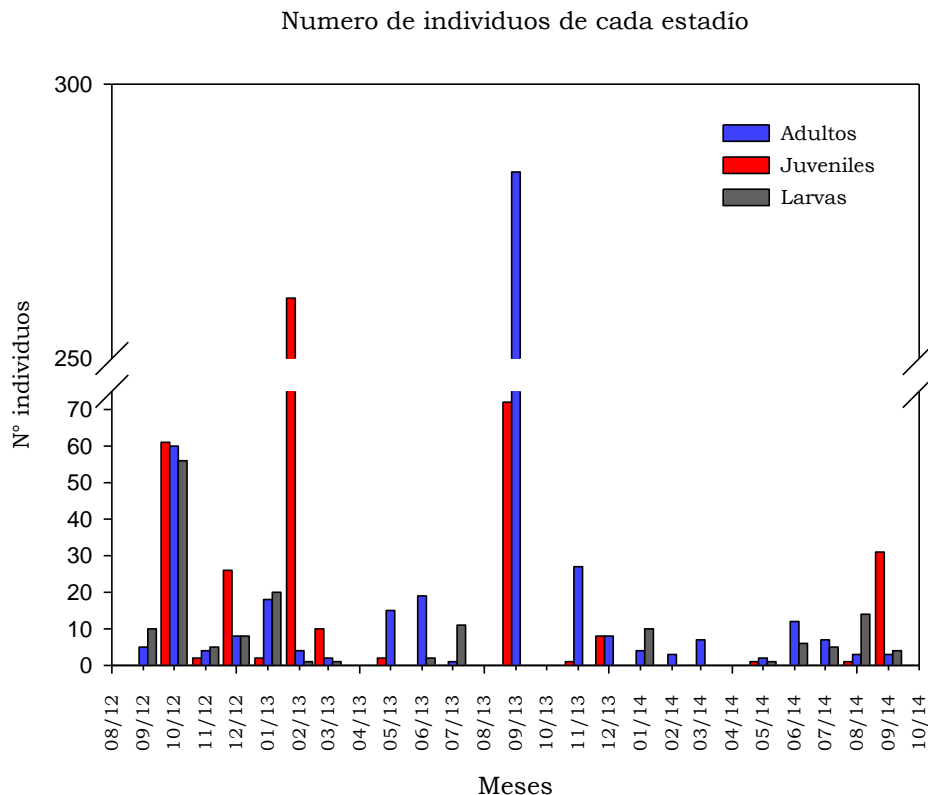


Figura 24. Variación mensual en el número de individuos adultos, juveniles y en estadio larval, a lo largo de todo el periodo de estudio.



La variación en la abundancia de adultos por sexos (Fig. 25) a lo largo del muestreo en ambos ambientes, mostró que la proporción de machos y hembras es similar en la mayor parte del año. La diferencia en la proporción de sexos, no llega a ser significativa aun en los meses de mayor abundancia, como septiembre de 2013 (Test de Krsukal-Wallis, $H= 0.70$ $P= 0.400$).

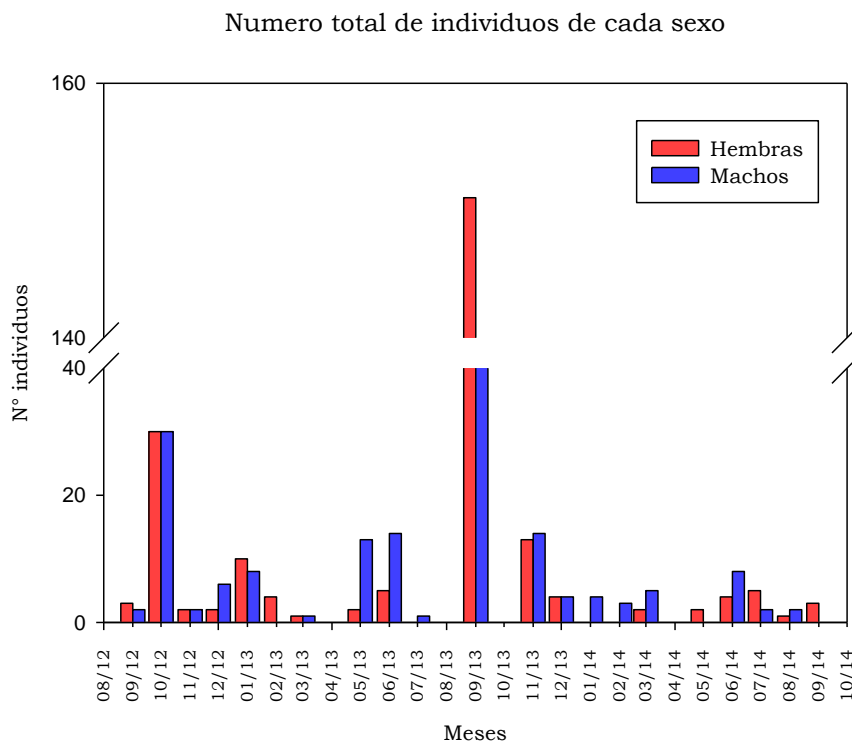


Figura 25. Variación mensual en el número de hembras y machos a lo largo de todo el periodo de estudio.

2.3.6 Análisis de la dinámica de las poblaciones más abundantes

Las abundancias de adultos y larvas de las cinco especies predominantes, expusieron diferentes patrones de variación mensual.

Elachistocleis bicolor y *Odontophrynus americanus* presentan una dinámica relativamente constante durante los dos años, alcanzando ambas especies su abundancia máxima en el mes de septiembre (Fig. 26 A). *Physalaemus cuvieri* presenta dos picos de abundancia, en



febrero y septiembre (Fig. 26 A). *Leptodactylus latrans* y *Leptodactylus mystacinus* mostraron una dinámica similar, con picos de abundancia en los meses de febrero (*L. latrans*) y septiembre (*L. mystacinus*). *R. ornata* muestra picos de abundancia durante mayo, junio y julio, cuando el resto de estas especies no están activas (Fig. 26 B).

Variación mensual de las especies mas abundantes

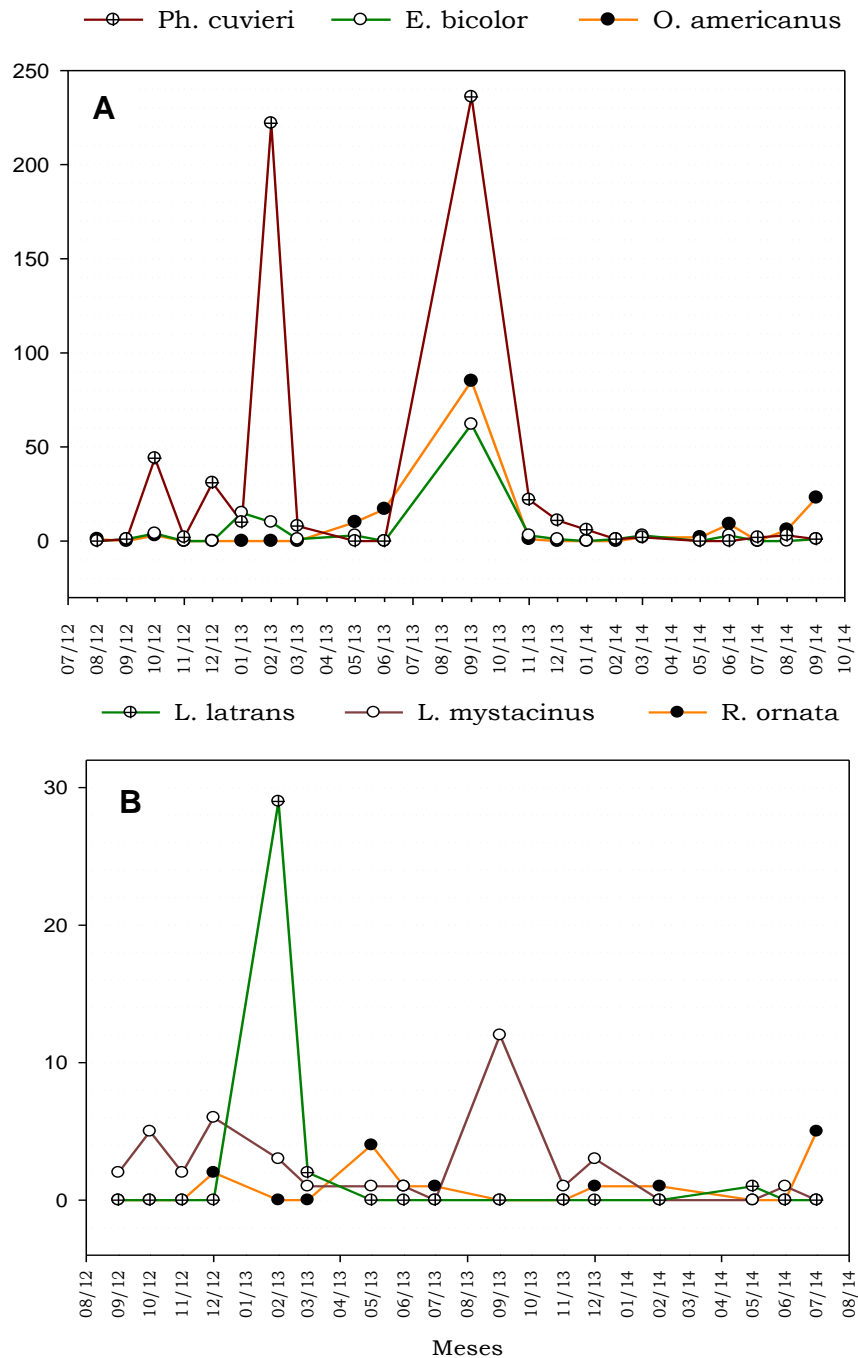


Figura 26. Variación mensual del número de individuos de A- *Ph. cuvieri*, *E. bicolor* y *O. americanus*, B- *L. latrans*, *L. mystacinus* y *R. ornata*.



En cuanto a la proporción de sexos y a los estadios, *Physalaemus cuvieri* (Fig.27) muestra un patrón de actividad de individuos adultos entre los meses de septiembre y enero, con mayor actividad durante la primavera, en septiembre y octubre. Algunos meses antes y después de este periodo se colectaron exclusivamente hembras (2013) o machos (2014). El pico de abundancia en el mes de febrero refiere exclusivamente a juveniles y en septiembre-octubre está representado por individuos adultos, hembras y machos en similares proporciones.



Las vocalizaciones se dieron en los meses de septiembre-octubre y enero. Los juveniles se registraron desde octubre hasta marzo, y las larvas en diciembre y enero.

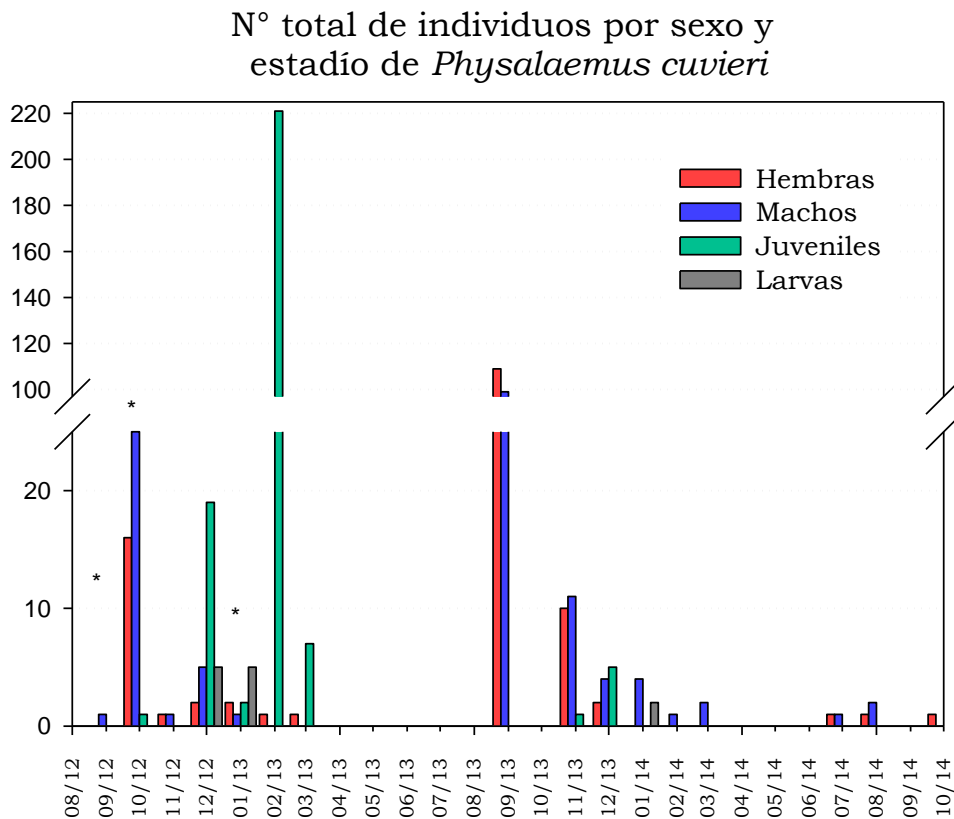


Figura 27. Variación mensual de *Physalaemus cuvieri*, número de individuos adultos (hembras y machos), juveniles y larvas. (*) Registro de individuos vocalizando.



Odontophrynus americanus (Fig.28) muestra un patrón de actividad de individuos adultos en dos periodos, primero durante los meses mayo/junio y luego en su pico de abundancia en septiembre/octubre. La proporción de sexos es similar durante ambos periodos. Los registros de vocalizaciones también se dieron durante estos meses. La presencia de juveniles se registró durante los meses de septiembre (2013) y octubre (2014), con abundancias absolutas muy superiores a las de los adultos.

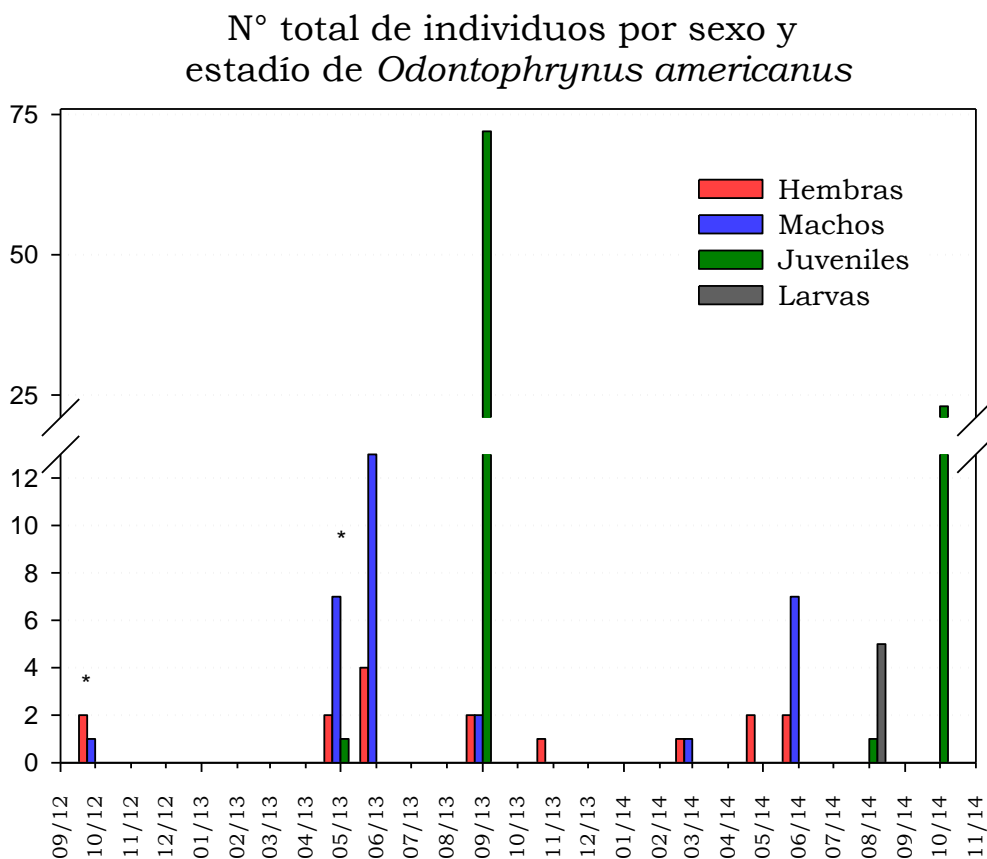


Figura 28. Variación mensual de *Odontophrynus americanus*, número de individuos adultos (hembras y machos), juveniles y larvas. (*) Registro de individuos vocalizando.



Elachistocleis bicolor (Fig. 29). Su variación temporal muestra actividad de adultos machos y hembras en similares proporciones en enero (2013) y marzo (2014), septiembre (2013) y noviembre (2013). Los juveniles se registraron en febrero y marzo (2013) y la presencia de larvas tuvo solo registro en el mes de junio (2014).



N° total de individuos por sexo y estadio de *Elachistocleis bicolor*

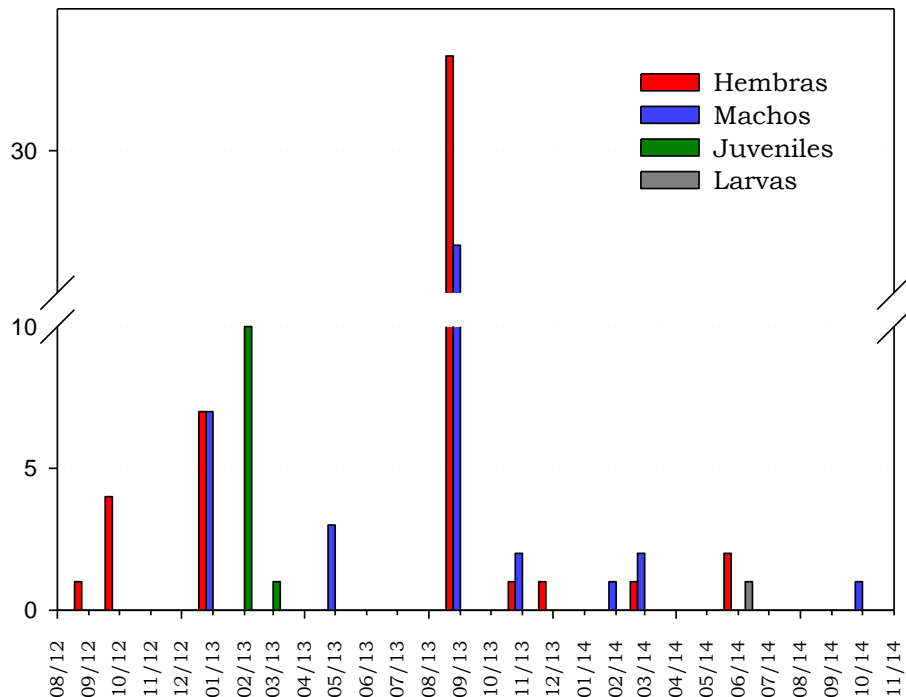


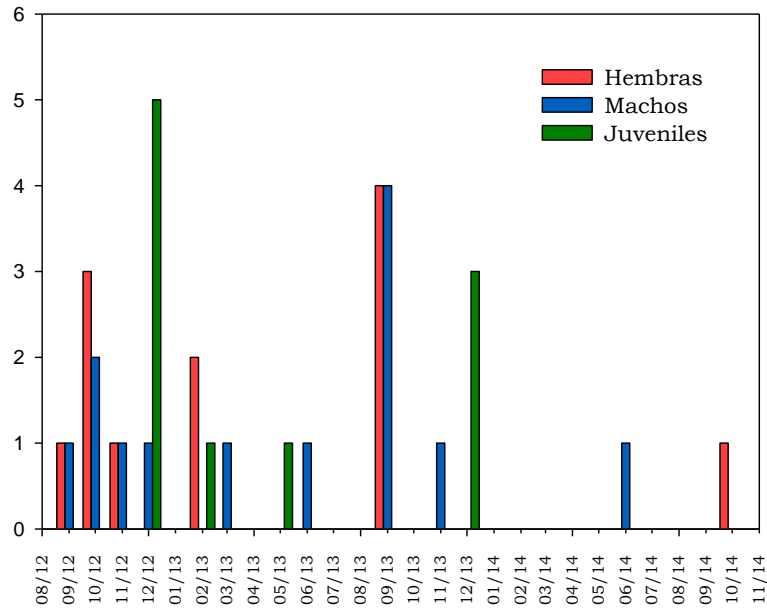
Figura 29. Variación mensual de *Elachistocleis bicolor*, número de individuos adultos (hembras y machos), juveniles y larvas.

Para *Leptodactylus mystacinus* (Fig.30) existió una similar proporción de machos y hembras para los meses de septiembre, octubre y noviembre. Mientras que los juveniles se registraron en los meses de diciembre, febrero y mayo. *Rhinella ornata* (Fig.30) muestra una dinámica donde aparecen primero los machos y más tarde las hembras.



En el mes de julio la proporción de sexos es similar. Las larvas aparecen posteriormente durante septiembre, octubre y noviembre. Y los individuos juveniles en el mes de diciembre.

N° de individuos por sexo y estadio de *Leptodactylus mystacinus*



N° total de individuos por sexo y estadio de *Rhinella ornata*

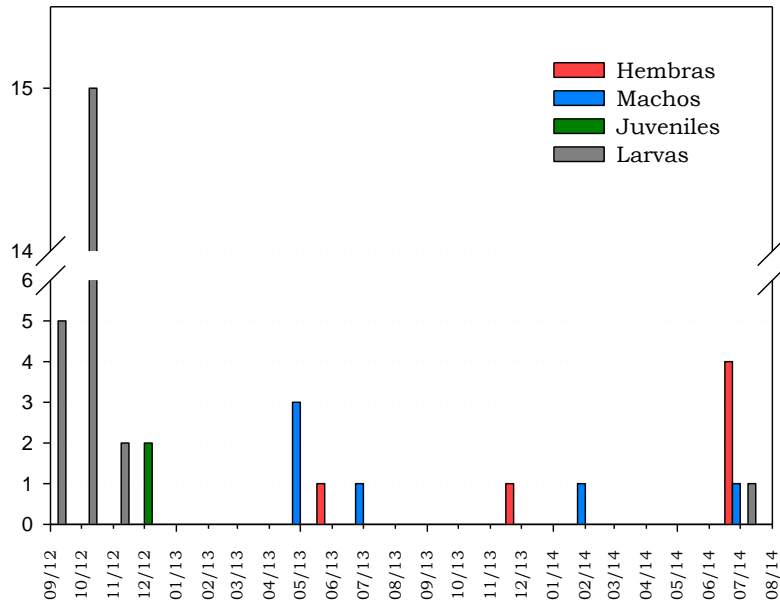


Figura 30. Variación mensual del número de individuos adultos (hembras y machos), juveniles y larvas de *Leptodactylus mystacinus* y *Rhinella ornata*.



2.3.7 Variación temporal del total de capturas independiente de la especie.

En los meses de septiembre y octubre de 2012/13/14 se registró el mayor número de capturas de adultos mediante la técnica de TC. Este aumento en comparación con el resto de los meses del año también se registró en febrero de 2013 (Figs. 20 y 22).

Tanto los ejemplares en estadios larvales (ML) como los registros del Índice de Vocalización obtenidos a partir de TBA (Fig 31), presentan mayor registro en octubre-2012 y enero-2013.

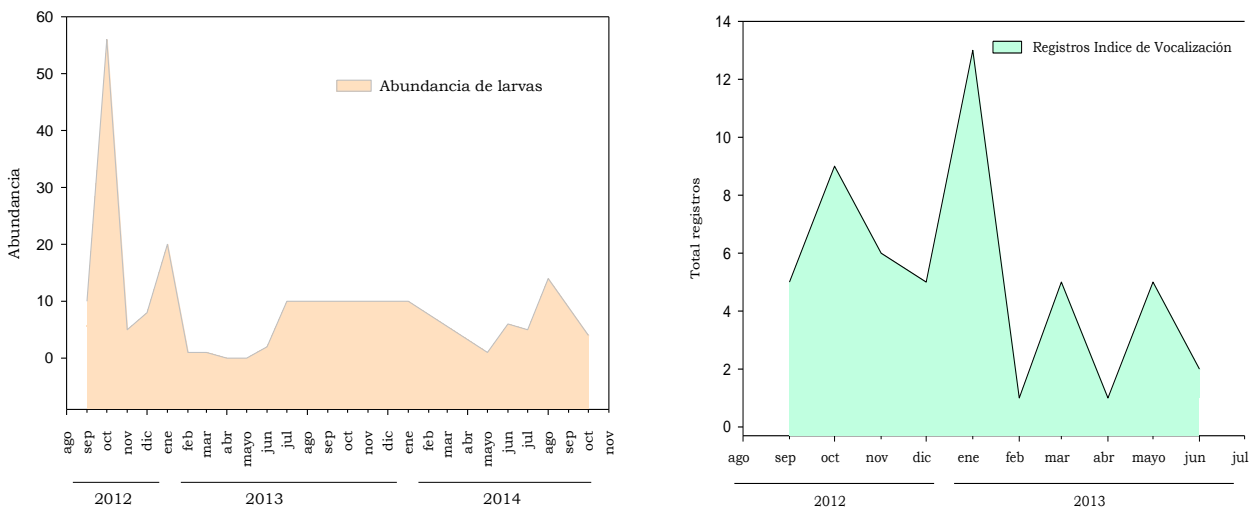


Figura 31. Variación mensual de la abundancia de larvas y los registros de individuos vocalizando obtenidos con el ML y las TBA, respectivamente.

2.4 DISCUSIÓN

Siendo el objetivo de este capítulo la caracterización de los atributos, la estructura y la dinámica de la comunidad de anuros del Bosque Atlántico y los Monocultivos Forestales del norte de Misiones,



describiendo riqueza y abundancia de especies, con sus variaciones temporales, y la influencia de los factores climáticos sobre estas, a continuación se discutirán los resultados obtenidos.

En los últimos años, el conocimiento acerca de la composición de especies del Bosque Atlántico de Sudamérica se ha incrementado, sin embargo estos trabajos han sido realizados casi en su totalidad en Brasil (Heyer *et al.*, 1990; Guix *et al.*, 2000; Bertoluci y Rodrigues, 2002; Toledo *et al.*, 2003; Vasconcelos y Rossa-Feres, 2005; Moraes, 2007, Lucas y Forters, 2008).

Para el núcleo norte del Bosque Atlántico de Misiones, aproximadamente 50 especies han sido citadas hasta la fecha, pertenecientes a 8 familias: Hylidae (22 especies), Leptodactylidae (14 especies), Bufonidae (5 especies), Cyclorhamphidae (4 especies), Hylodidae (2 especies), Brachycephalidae, Centrolenidae y Microhylidae (1 especie). Durante el presente trabajo, se registró el 42% de estas especies. Si bien este porcentaje no es alto, todas las familias estuvieron representadas, con la única excepción de Hylodidae. Esta familia cuenta con una única especie en esta región, *Crossodactylus schmidtii*, especie acuática que en general habita la pared socavada de los arroyos y que se encuentra en la categoría “Casi Amenazada” (Segalla *et al.*, 2017) debido a su baja probabilidad de ocurrencia.

Por otro lado, se hallaron las especies *Proceratophrys avelinoi*, *Aplastodiscus perviridis*, *Hypsiboas faber* e *Itapotihyla langsdorffii*, endémicas del Bosque Atlántico de Misiones. Todas las especies registradas en este trabajo están bajo la categoría No Amenazada de la Asociación Herpetológica Argentina (Vaira *et al.*, 2012). Aunque nuestra área de estudio representa el límite sur del BA, encontramos que las familias más diversas son Hylidae y Leptodactylidae, similar a lo observado por Bertoluci (2002) Heyer *et al.* (1990) Guix *et al.* (2000); Vasconcelos y Rossa-Feres (2005) y Abrunhosa *et al.* (2006) para el BA de Brasil.



El patrón temporal de la riqueza de anuros de esta comunidad, indica mayor presencia de distintas especies durante los meses de temperaturas más altas, especialmente en enero y octubre. Sin embargo, no fue significativa la relación entre riqueza y temperatura. Algunos autores (Sanchez *et al.*, 2007; Canavero *et al.*, 2009), concuerdan en relacionar de manera positiva la riqueza de anuros con la temperatura. Especialmente en climas con temperatura estacional, la agregación temporal de especies podría estar conducida por una tolerancia diferencial al periodo desfavorable. Nuestros resultados muestran esta tendencia, sin embargo no son concluyentes al respecto. Esto puede deberse a que a pesar de que el clima aquí expuesto presenta estacionalidad en la temperatura, esta no es muy marcada, ya que el rango de temperaturas medias máximas y mínimas oscila entre 16.4°-29.5.

Las mayores abundancias fueron registradas en los meses que las especies comienzan o tienen actividad reproductiva, como septiembre-octubre y enero-febrero. Los máximos valores de abundancias de individuos adultos se dieron en coincidencia temporal con los mayores registros para las larvas y las vocalizaciones. Sin embargo, dependiendo del tipo de ambiente y el estadio de los individuos, el número de individuos se relacionó de manera diferencial con la temperatura y las precipitaciones.

La abundancia de individuos adultos se relacionó de manera significativa con la precipitación acumulada para el ambiente de Bosque Atlántico. La curva de regresión mostro que se relaciona positivamente el número de individuos con la precipitación, cuando esta se encuentra entre los 100 y 200 mm mensuales. Por debajo y por encima de estos valores, la abundancia de anuros adultos no se relacionaría con la precipitación. Este resultado podría deberse en principio a que el clima subtropical presente en el área, dispone lluvias a lo largo de todo el año,



sin generar déficit hídrico. Por otro lado, los meses donde se acumulan más de 200 mm de precipitación en general se debe a tormentas muy fuertes y prolongadas. Las mismas podrían provocar el cese de actividad diaria de los adultos, como así también interferir en los momentos de vocalización. La razón por la que este patrón se evidencia en el BA y no en el MF, podría ser la diferencia en el tamaño muestral que existió entre los ambientes, siendo mucho el mayor número de individuos registrados para el BA. Como varios autores mencionan, la actividad reproductiva en anuros está estrechamente asociada a las precipitaciones. Conte y Rossa-Feres (2007) observaron para poblaciones de anuros del Bosque Atlántico de Araucarias en Brasil, que el número de vocalizaciones no tenía relación con la temperatura pero sí era influenciado por el volumen de las precipitaciones. Cuando el volumen de las precipitaciones sobrepasó los 100 mm, vocalizaban el doble de especies en comparación con el menor volumen de precipitaciones registrado durante el estudio (44.4 mm). De acuerdo a Ossen y Wassersug (2002), las lluvias podrían ser un importante disparador para la migración de individuos hacia las charcas, siendo menos importantes una vez que los individuos alcanzan las mismas. Church (1961) también observó que las lluvias estacionales influenciaban la actividad reproductiva de *Duttaphrynus melanostictus* pero, una vez iniciada, ésta actividad era independiente de las mismas. Además, las lluvias pueden interferir acústicamente con la transmisión del canto (Dorcas y Foltz 1991). Ninguno de estos trabajos asocia específicamente el número de individuos con el volumen de las precipitaciones, aun así nuestros resultados coinciden que las lluvias funcionarían como un disparador de la migración a hacia las charcas dando inicio a la actividad reproductiva. Esto se evidencio durante el trabajo de campo en septiembre de 2013, cuando la apertura de las TC coincidió con dos noches consecutivas de intensas lluvias, y el resultado obtenido fue el registro del mayor número de individuos de todo el periodo de estudio (n = 399). Sin embargo, cuando el volumen de las precipitaciones es muy elevado (> 200 mm) esto podría conducir a



un cese de actividades migratorias o de vocalización.

Las especies que representaron el 88.3% de la abundancia registrada son reproductores explosivos (*O. americanus* y *E. bicolor*) o su actividad reproductiva está íntimamente asociada a las precipitaciones (*P. cuvieri*).

Tanto para *E. bicolor* como *O. americanus*, especies de dinámica del tipo explosiva, se observó que la actividad reproductiva no está sincronizada con una variable cíclica a escala anual como lo es la temperatura y sí con una variable con alta tasa de fluctuación, como las precipitaciones. De acuerdo a nuestros resultados, se encontró una sincronización entre la frecuencia de hembras y machos, esperado para especies de actividad reproductiva del tipo explosiva

Prado *et al.* (2005) y Rodrigues *et al.* (2003) describen a *E. bicolor* como un reproductor explosivo de los meses de verano (de octubre a febrero). Sin embargo, nuestros resultados muestran la presencia de hembras y larvas durante el mes de junio, asociada a altas precipitaciones. A partir de esto, se podría inferir que esta especie en el BA de Argentina se reproduce tanto en verano como en invierno. Es notable que las bajas temperaturas que ocurren durante este periodo no inhiban la reproducción de esta especie. Esto podría explicarse por su pequeño tamaño corporal, lo que implicaría bajo costo energético para su reproducción.

Physalaemus cuvieri mostro actividad a lo largo de todo el año, excepto en los meses más fríos (mayo y junio). La actividad reproductiva se dió a comienzos de la primavera, donde se encontraron machos y hembras en igual proporción. En verano (diciembre y enero), se registró la presencia de larvas en las charcas temporales y restos de espuma de las puestas, siendo que para esta especie los huevos eclosionan a las 72 hs. Los juveniles se registraron posteriormente en febrero y marzo. Estos resultados coinciden con Bokermann (1962) y Barreto y Andrade



(1995) quienes mencionan que *P. cuvieri* es una especie con desarrollo larval rápido, de 40-50 días después de la deposición de los huevos y cuya reproducción está asociada a las intensas lluvias.

En cuanto a la abundancia de larvas, existió una diferencia significativa entre el BA y el MF, siendo ésta menor para el ambiente de MF. Además, la abundancia de larvas del MF se relacionó de manera negativa con la temperatura. Es posible que la relación negativa entre el número de individuos en estadio larval y la temperatura en los MF se deba al alto grado de insolación que existe en los cuerpos temporarios de este ambiente. A diferencia del BA, en las charcas del MF existe una exposición al sol constante, debido a la carencia de cobertura del dosel. El alto grado de insolación genera altas temperaturas en el agua, acortamiento del hidropериодо y aumenta el riesgo de mortalidad por desecación.

En el Neotropico, la conversión de ambientes naturales en áreas productivas ocurre a una tasa altísima, con la consecuente reducción en complejidad del hábitat utilizado para la reproducción por los anuros, las charcas temporarias. Está bien documentado que charcas temporarias con alta cobertura de dosel presentan agua con temperaturas más bajas y menos variables que aquellas con menor cobertura del dosel (Ritcher-Boix *et al.*, 2010; 2011; 2013). Varios autores mencionan que cuerpos de agua con estas características podrían aumentar la mortalidad larval debido a la desecación (Richter-Boix *et al.*, 2011), o generar juveniles con tasas de supervivencia bajas debido al pequeño tamaño corporal alcanzado al momento de la metamorfosis (Smith, 1987; Semlitsch y Wilbur, 1988; Altwegg y Reyer, 2003). Nuestros resultados concuerdan con esta primera hipótesis, ya que si bien las abundancias encontradas en charcas con características contrastantes como en el BA y MF, fueron muy diferentes, la significancia se dio en el estadio larval, y no así en el juvenil.



Por último, las técnicas de muestreo utilizadas en este trabajo demostraron ser complementarias, ya que las trampas de caída permitieron la captura de especies terrestres, de las familias Bufonidae, Cyclorhampidae, Microhylidae y Leptodactylidae. Mientras que las transectas auditivas registraron la mayoría de los Hylidos. La técnica de muestreo larval resultó ser muy eficiente, en la relación número de individuos (en consecuencia, esfuerzo de muestreo) y riqueza específica acumulada. La técnica de TC, es una técnica que registra de manera eficaz la abundancia de individuos, si la misma se realiza en conjunto con el marcado de los individuos. El registro de puestas no resultó favorable, pudiendo esto deberse a la dificultad que conlleva visualizar puestas pequeñas y generalmente disimuladas, en un ambiente con muchos microhabitats y cobertura vegetal compleja como es el BA.

Uno de los principales objetivos de los estudios en Ecología ha sido entender la diversidad y los patrones de co-existencia de las especies, y dilucidar los mecanismos que los generan (Weiher y Keddy, 1999). Los cambios en las condiciones ambientales y las variaciones estacionales en la comunidad han sido identificados como determinantes putativos de las tendencias latitudinales en la riqueza y abundancia de las especies (Rohde, 1992; Hurlbert y Haskell, 2003; Willig *et al.*, 2003). En latitudes más altas a las tropicales, las temperaturas más bajas y estacionales implican un periodo anual desfavorable, restringiendo la actividad de la anurofauna a condiciones de temperatura adecuada, las cuales combinadas con precipitaciones determinarían su actividad (Maiorana, 1976; Duellman, 1978; Donnelly y Guyer, 1994).

En el caso del Bosque Atlántico Interior de Argentina, Placci *et al.* (1994) y Di Bitetti y Janson (2001) observaron que las precipitaciones, la alta estacionalidad de la temperatura y la luz determinan una marcada estacionalidad en la disponibilidad de alimento para las especies (folívoras, frugívoras, insectívoras), siendo más abundante



durante la primavera, entre los meses de septiembre y diciembre (Placci *et al.*, 1994; Di Bitetti y Janson, 2001). Según lo observado, la comunidad de anuros del BA coincide en presentar mayor riqueza y abundancia de individuos durante este periodo de mayor productividad del Bosque, ya que ambas variables alcanzan sus valores máximos en septiembre y octubre. Sin embargo, más allá de la disponibilidad de recursos que ofrece el Bosque, es necesario generar una aproximación más cercana a la influencia que ejercen las variables climáticas, como temperatura y precipitación, sobre el número de individuos de la comunidad. Especialmente sobre la comunidad de anuros habitando áreas degradadas, y en estadios tempranos como el larval. Estos resultados muestran una tendencia negativa entre las larvas de charcas sin cobertura de dosel y la temperatura ambiente, siendo esto relevante para la supervivencia de las especies en un contexto de transformación en el uso del suelo y cambio climático, responsables de la elevación de la temperatura a nivel global.



2.5 LITERATURA CITADA

- Abrunhosa, P.; Wogel, H. y Pombal JR, J. P. Anuran temporal occupancy in a temporary pond from the Atlantic Rain Forest, South-eastern Brazil. 2006. *Herpetological Journal*, Vol. 16, pp. 115-122.
- Altwegg, R. y Reyer, H. U. 2003. Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs. *Evolution* 57:872–882.
- ASIH, HL y SSAR. 2001. Guidelines for use of live amphibians and reptiles in field research. <http://www.utexas.edu/depts/asih/herpcoll.html>.
- Barreto, L. y Andrade, G. 1995. Aspects of reproductive biology of *Physaleamus cuvieri* (Anura: Leptodactylidae) in northeastern Brazil. *Amphibia- Reptilia* 16 (1995): 67-76.
- Bertoluci J. y Rodrigues M. T. 2002. Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic Rainforest anurans at Boracéia, southeastern Brazil. *Amphibia-reptilia*, 23, 161–7.
- Bertoluci, J.A., Brassaloti, R.A., Ribeiro Jr., J.W., Vilela, V.M.F.N. & Sawakuchi, H.O. 2007. Species composition and similarities among anuran assemblages of four forest sites in southeastern Brazil. *Sci. Agric.* 64(4):364-374
- Bishop, C., Bradford, D.; Casper, G.; Corn, S; Droege, S.; Fellers, G.; Geissler, P.; Green, M. D.; Heyer, R.; Johnson, D.; Lannoo, M.; Larson, D.; McDiarmid, R.; Sauer, J.; Shaffer, B.; Whiteman, H. y Wilbur, H. 1994. A proposed North American amphibian A proposed North American amphibian monitoring program. Unpublished report, U.S Program, IUCN Declining Amphibian Population Task Force.
- Blair, W. F. 1960. A breeding population of the Mexican toad (*Bufo valliceps*) in relation to its environment. *Ecology* 41:165–174
- Bokermann, W. C. A. 1962. Observações biológicas sobre “*Physalaemus cuvieri*” Fitz., 1826 (Amphibia, Salientia). *Revista Brasileira de Biologia*, 22: 391–399.
- Brooke PN, Alford RA, Schwarzkopf L (2000) Environmental and social factors influence chorusing behaviour in a tropical frog: examining various temporal and spatial scales. *Behav Ecol Sociobiol* 49:79–87



- Canavero, A.; Arim, M. y Brazeiro, A. 2009. Geographic variations of seasonality and coexistence in communities: The role of diversity and climate. *Austral Ecology*, 34: 741–750.
- Church, G. 1961. Seasonal and lunar variation in the numbers of mating toads in Bandung (Java). *Herpetologica*, 17:122–126.
- Conte CE y Rossa-Feres DcC. 2007. Riqueza e distribuição espaço temporal de anuros em um remanescente de Floresta de Araucária no sudeste do Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia* 24 (4): 1025–1037.
- Conte, C.E. & Machado, R.A. 2005. Riqueza de espécies e distribuição espacial e temporal em comunidade de anfíbios anuros (Amphibia, Anura) em uma localidade de Tijucas do Sul, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 940-948.
- Conte, C.E. & Rossa-Feres, D.C. 2006. Diversidade e ocorrência temporal da anurofauna (Amphibia, Anura) em São José dos Pinhais, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23: 162-175.
- Di Bitetti, M. S. y Janson, C. H. 2001, Reproductive socioecology of tufted capuchins (*Cebus apella nigratus*), in northeastern Argentina. *International Journal of Primatology*, 22: 127-142.
- Donnelly M. A.; Guyer, G.; Juterbock, J. E. y Alford, R. A. 1994. Techniques for marking amphibians. In: W.R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. C. Hayek & M. S. Foster (Eds). *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press.
- Donnelly, M. A. y Guyer, C. 1994. Patterns of Reproduction and habitat use in an assemblage of neotropical hylid frogs. *Oecologia*, 98: 291-302.
- Dorcas, M. E. y Foltz, K. D. 1991. Environmental effects on anuran advertisement calling. *American Zoologist*, 31:111.
- Duellman, W. E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Miscellaneous Publication of the Museum of Natural History of the University of Kansas*, 65: 1-352.
- Faivovich, J.; Haddad, C. F. B.; Garcia, P. C. A.; Frost, D. R.; Campbell, J. A.; Wheeler, W. C. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylineae: a phylogenetic analysis and taxonomic



- revision. Bull . Amer. Mus. Nat. Hist., 294: 1-240.
- Fitzgerald LA, Cruz FB, Perotti G (1999) Phenology of a lizard assemblage in the Dry Chaco of Argentina. J. Herpetol. 33: 526-535.
- Frost, D. R.; Grant, T.; Faivovich, J.; Bain, R. H.; Haas, A.; Haddad, C. B. F.; De Sá, R. O.; Channing, A.; Wilkinson, M.; Donnellan, S. C.; Raxworthy, C. J.; Campbell, J. A.; Blotto, B. L.; Moler, P.; Drewes, R. C.; Nussbaum, R. A.; Lynch, J. D.; Green, D. M. y Wheeler, W. C. 2006. The amphibian tree of life. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 297: 1-370.
- Fukuyama K, Kusano T (1992) Factors affecting breeding activity in a stream-breeding frog, *Buergeria buergeri*. J Herpetol 26:88–91
- Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica, 16: 183-190.
- Guix, J. C.; Llorente, G.; Montori, A.; Carretero, M. A. y Santos X. 2000. Una nueva área de elevada riqueza de anuros en el bosque lluvioso atlántico de Brasil. Bol. Asoc. Herpetol. Española, 11(2): 100-105
- Hammer, Ø.; Harper, D. A. T. y Ryan P. D. 2009. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica, 4: 9.
- Heinzmann U (1970) Untersuchungen zur bio-akustik und ?kologie der geburtshelferkr?te, *Alytes o. obstetricans* (Laur.). Oecologia 5:19–55
- Henzi SP, Dyson ML, Piper SE, Passmore NE, Bishop P (1995) Chorus attendance by male and female painted reed frogs (*Hyperolius marmoratus*): environmental factors and selection pressures. Funct Ecol 9:485–491
- Heusser H, Ott J (1968) Wandertrieb und populationsspezifische Sollzeit der Laichwanderung bei der Erdkr?te, *Bufo bufo* (L.). Rev Suisse Zool 75:1005–1022
- Heyer, W. R. , M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. C. Hayek y Foster, M. S. 1994. Monitorizing biological diversity: Standard Methods for amphibians. Smithsonian Institution Press.
- Heyer, W. R.; Goncalves Da Cruz, C. A.; Peixoto, O. L. y Nelson, C. E. 1990. Frogs of Boracéia. Arq. Zool., Sao Paulo 31 (4): 231–410.



- Hurlbert, A. H. y Haskell J. P. 2003. The effect of energy and seasonality on avian species richness and community composition. *Am. Nat.* 161, 83–97.
- Lescano, J.N.; Bonino, M.F. y Akmentins, M.S. 2013. Composición y riqueza de anfibios y sus relaciones con las características de los sitios de reproducción en un sector de la Selva Atlántica de Misiones, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 27: 35-46.
- Lillywhite, H. B. 2009. Physiological ecology: field methods and perspective: 363-386. En: Dodd, C.K. (ed.), *Amphibian ecology and conservation, a handbook of techniques*. Oxford University Press, Oxford.
- Lucas, E. M. y Forters, V. B. 2008. Frog diversity in the Floresta Nacional de Chapecó, Atlantic Forest of southern Brazil. *Biota Neotropica* 8: 051-061.
- Maiorana V. C. 1976. Predation, submergent behavior, and tropical diversity. *Evol.Theory*, 1: 157–77.
- Moore, J.A. 1939. Temperature tolerance and rates of development in the eggs of Amphibia. *Ecology* 20:459–478
- Moraes, R. A.; Sawaya, R. J. y Barrella, W. 2007. Composição e diversidade de anfibios anuros em dois ambientes de Mata Atlântica no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 7: 27-36.
- Moreno, C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. *Manuales y Tesis SEA*. Vol. 1. Zaragoza. España. 84 p.
- Morneau, F.; Decarie, R.; Pelletier, R., Lambert, D.; Desgranges, J. y Savard, J. P. 1999. Changes in breeding bird richness and abundance in Montreal parks over a period of 15 years. *Landscape Urban Plan*, 44: 111-121.
- Navas, C.A. y Bevier, C. R. 2001. Thermal dependency of calling performance in the eurythermic frog *Colostethus subpunctatus*. *Herpetologica* 57:384–395
- Neave, H. M., Cunningham, R. B., Norton, T.W. y Nix, H. A. 1996. Biological inventory for conservation evaluation III. Relationships between birds, vegetation and environmental attributes in southern Australia. *For. Ecol. Manag.* 85: 197-218.



- Núñez, K. 2012. La herpetofauna de un fragmento de Bosque Atlántico en el Departamento Itapúa, Paraguay. Bol. Asoc. Herpetol. Esp. 23 (2).
- Oseen K. L. y Wassersug R. J. 2002. Environmental factors influencing calling in sympatric anurans. *Oecologia*, 133: 616–25.
- Parris, K. M. 2004. Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. *Ecography* 27: 392-400.
- Placci, L. G., Arditi, S. I. y Ciotek, L. E. 1994. Productividad de hojas, flores y frutos en el Parque Nacional Iguazú, Misiones. *Yvyrareta*, 5: 49-56.
- Prado, C. P. A.; Uetanabaro, M. y Haddad, C. F. B. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 26: 211-221.
- Richter-Boix, A., Quintela, M.; Kierczak, M.; Franc, M. y Laurila, A. 2013. Finegrained adaptive divergence in an amphibian: genetic basis of phenotypic divergence and the role of non-random gene flow in restricting effective migration among wetlands. *Mol. Ecol.*, 22: 1322-1340.
- Richter-Boix, A.; Tejedo, M. y Rezende, E. L. 2011. Evolution and plasticity of anuran larval development in response to desiccation. A comparative analysis. *Ecol. Evol.*, 1: 15–25.
- Richter-Boix, A.; Teplitsky, C.; Rogell, B. y Laurila, A. 2010. Local selection modifies phenotypic divergence among *Rana temporaria* populations in the presence of gene flow. *Mol. Ecol.*, 19: 716–731.
- Ricklefs, R. E. y Schluter, D. 1993. Species diversity: regional and historical influences, pp350- 364. En: Ricklefs, R.E. & D. Schluter editores. *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press. Chicago, Illinois.
- Rodrigues, D., Santos Lopes, F. y Uetanabaro, M. 2003. Padrão reprodutivo de *Elachistocleis bicolor* (Anura, Microhylidae) na Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Iheringia, Sér. Zool.*, Porto Alegre, 93 (4): 365-371.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the



- primary cause. *Oikos*, 65: 514–27.
- Sanchez, L. C.; Peltzer, P. M.; Manzano, A. S. y Lajmanovich, R. C. 2007. Dinámica de un ensamble de anuros en un humedal del tramo inferior del río Paraná, Argentina. *Interciencia*, 32 (7) 463-470.
- Scholwalter, T. 2006. *Insect Ecology an Ecosystem Approach*, 2° edition. Academic Press, London, UK, pp 576.
- Segalla, M. V.; Garcia, P.; Silvano, D.; Lavilla, E. y Baldo, D. 2004. *Crossodactylus schmidtii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T56355A11467213
- Semlitsch, R. D., Scott, D. E. y Pechmann, J. H. K. 1988. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. *Ecology*, 69:184–192.
- Smith, D. C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis. *Ecology* 68: 344–350.
- Toledo, L. F.; Zina, J. y Haddad, C. F. B. 2003. Distribuição espacial e temporal de uma comunidade de Anfíbios Anuros do Município de Rio Claro, São Paulo, Brasil. *Holos Environment*, 3: 136-149.
- Vaira, M., Akmentins, M.; Attademo, M; Baldo, D.; Barrasso, D.; Barrionuevo, S.; Basso, N.; Blotto, B.; Cairo, S.; Cajade, R.; Céspedes, J.; Corbalán, V.; Chilote, P.; Duré, M.; Falcione, C.; Ferraro, D.; Gutierrez, F.R.; Ingaramo, M.R.; Junges, C.; Lajmanovich, R.; Lescano, J.N.; Marangoni, F.; Martinazzo, L.; Marti, R.; Moreno, L.; Natale, G.S.; Pérez Iglesias, J.M.; Peltzer, P.; Quiroga, L.; Rosset, S.; Sanabria, E.; Sanchez, L.; Schaefer, E.; Úbeda, C. y Zaracho, V. 2012. Categorización del estado de conservación de los anfibios de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26 (supl. 1): 131160.
- Vasconcelos, T. S. y Rossa-Feres, C. D. 2005. Diversidade, distribuição espacial e temporal de anfíbios anuros (Amphibia, Anura) na região noroeste do estado. *Biota Neotropica*, 5: 1–14.
- Vasconcelos, T. S. y Rossa-Feres, D. C. 2005. Diversidade, distribuição espacial e temporal de anfíbios anuros (Amphibia, Anura) na região noroeste de estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica*, 5: 1-14.
- Vitt, L. J. y J. P. Cadwell 2009. *Herpetology*. 3ra Edicion, Academic Press.



Burlington.

- Weiher, E. y Keddy P. A. 1999. Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats. Cambridge University Press, Cambridge.
- Willig, M.R.; Kaufman, D. M. y Stevens, R.D. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 34: 273–309.
- Wood, K. A; Lavilla, E. O. y Garcete-Barrett, B. R. 2013. Anuros de la reserva de recursos manejados Ybyturuzú. Un enfoque sobre su estado de conservación. *Reportes Científicos de la FACEN*. 4 (1): 21-33.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4a ed. Prentice Hall. Upper Saddle River, NJ, EEUU. 918 pp.
- Zina, J.; Ennser, J.; Pinheiro, S. C. P.; Haddad, C. F. B. y Toledo, L. F. 2007. Taxocenose de anuros de uma mata semidecídua do interior do Estado de São Paulo e comparações com outras taxocenoses do Estado, Brasil. *Biota Neotropica* 7: 49-58.



2.6 ANEXO I

Figura 1. Ejemplo de planilla de campo para el muestreo en trampas de caída.

MUESTREO EN TRAMPAS DE CAIDA							
Ambiente:		Punto:					
Fecha:		Hora inicial:		final:			
N° de obs.		1 2 3 4					
Nombre de los obs:							
<hr/>							
Condiciones meteorológicas							
Temp. Aire:		°C.		Humedad:		%	
Precipitación hoy:		mm					
Precip en los últimos días:		seco poca lluvia mucha lluvia					
<hr/>							
Registros							
Especie	Marca	Bater	Sexo	LHC	Peso	LED	AC

Figura 2. Ejemplo de planilla de campo para muestreo de transectas auditivas.

MUESTREO DE TRANSECTAS AUDITIVAS											
Ambiente:						Punto:					
Fecha:						Hora inicial:			final:		
N° de obs.						1 2 3 4					
Nombre de los obs:											
<hr/>											
Condiciones meteorológicas											
Temp. Aire:				°C.		Temp. Agua:				°C	
Humedad:				%		Precipitación hoy:					
mm											
Precip en los últimos días:				seco poca lluvia mucha lluvia							
<hr/>											
Vocalizaciones											
1 un macho				3 coro 6 a 10 machos							
2 coro 2 a 5 machos				4 coros mayores a 10 machos							
Especie				Índice				Comentarios			
1 2 3 4				1 2 3 4							
1 2 3 4				1 2 3 4							
1 2 3 4				1 2 3 4							
1 2 3 4				1 2 3 4							



Figura 3. Ejemplo de planilla de campo para muestreo larval.

MUESTREO LARVAL		
Ambiente:	Punto:	
Fecha:	Hora inicial:	final:
N° de obs. 1 2 3 4		
Nombre de los obs:		
Condiciones meteorológicas		
Viento: <i>sin viento</i> <i>poco</i> <i>mucho</i>		
Temp. Aire:	°C.	Temp. Agua: °C
Humedad:	%	Precipitación hoy: mm
Precip en los últimos días: <i>seco</i> <i>poca lluvia</i> <i>mucha lluvia</i>		
Cuerpo de agua		
Charca: área	m ² / profundidad:	cm.
Conductividad:	Ph:	
Distancia a punto fijo:		
Registros		
N° muestra	N° indiv	N° fotos
Lote		
Lote		
Lote		



SEGUNDA PARTE: EFECTOS DE LA DEGRADACION DEL HABITAT SOBRE LA COMUNIDAD DE ANUROS



Selva con urracas. Florencia Bohtligk

CAPITULO III
PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA Y BETA

3.1 INTRODUCCIÓN

La diversidad biológica es definida por la Convención sobre la Diversidad Biológica de las Naciones Unidas (Naciones Unidas, 1992) como "la variedad entre los organismos vivos de todas las fuentes [...] incluyendo la diversidad dentro de especies, entre especies y de ecosistemas". Es decir, el concepto de diversidad que más ha calado en el ámbito científico y socio-político, reúne tres niveles de organización biológica: la variabilidad de genes, especies y ecosistemas (Solbrig, 1991; UNEP, 1992; Heywood, 1995; Harper y Hawksworth, 1995; di Castri y Younès, 1996). Además de estos tres niveles, en el concepto de diversidad biológica es posible distinguir los aspectos de composición, estructura y función de los sistemas biológicos (Fig. 32) (Noss, 1990). La composición se refiere a la identidad y variedad de genes, poblaciones, especies, comunidades y paisajes. La estructura es la manera en que están organizados los componentes, desde la genética y demográfica de las poblaciones, hasta la fisonómica a nivel de paisaje. Y la función se refiere a los procesos ecológicos y evolutivos que ocurren entre los componentes, tales como flujo génico, interacciones interespecíficas y flujo de nutrientes (Noss, 1990).

La diversidad biológica de un sitio, representada por la riqueza específica y la abundancia de los individuos, y que varía según factores climáticos y geográficos, resulta una herramienta muy útil para evaluar los efectos del disturbio en las comunidades, debido a que la reducción de especies es una de las respuestas más constantes en estos casos (Morrone y Coscarón, 1998).



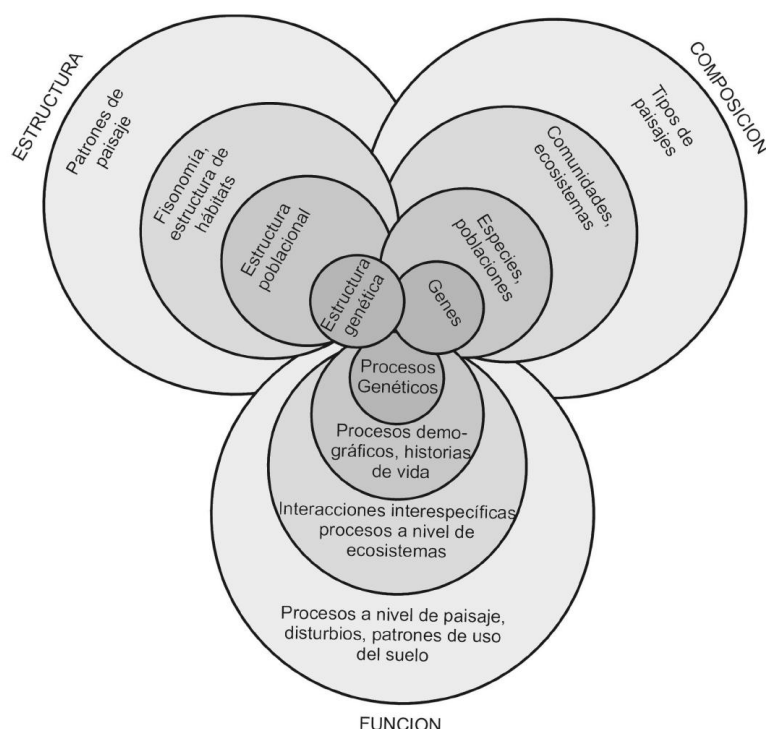


Figura 32. Composición, estructura y función de los sistemas biológicos a distintas escalas. Modificado de Noss (1990)

Los procesos de reemplazo y degradación del hábitat constituyen la principal amenaza para la biodiversidad a nivel global (Pimm *et al.*, 2014), y sus efectos ocurren a dos escalas diferentes. Específicamente a escala de paisaje, la reducción en la cantidad de hábitat y el aislamiento de los individuos por la fragmentación del hábitat remanente disminuye el tamaño de las poblaciones, reduce la diversidad genética e incrementa los riesgos de extinción local (Fahrig, 2002). Mientras que a escala local, se altera la calidad del hábitat para las especies nativas, lo que produce la exclusión de las especies más sensibles (especialistas) y la incorporación de nuevas especies (invasoras o propias de otros ecosistemas) (Devictor *et al.*, 2010).

Los patrones de diversidad de las comunidades de anuros también se ven afectados por los procesos de degradación del hábitat. Por ejemplo, ciertas especies de nicho ecológico restringido, o



especialistas, generalmente se encuentran asociadas a condiciones o recursos particulares. Estas especies habitualmente presentan una baja plasticidad fenotípica y de dispersión, por lo que desaparecen cuando los recursos y condiciones se ven modificados. Algunos autores señalan que la alta especificidad de hábitat determina que muchas especies de áreas boscosas sean abundantes localmente en áreas con alta cobertura vegetal (dosel y sotobosque), alta profundidad de hojarasca, alta humedad y temperaturas estables (Tocher *et al.*, 1997; DeMaynadier y Hunter, 1998). Sin embargo, cuando estas condiciones óptimas se ven modificadas por la degradación del bosque pueden afectar a los anuros que poseen baja habilidad de adaptación y dispersión (Blaustein y Wake, 1995; Pough, 1999). Si bien no existe un consenso acerca de cómo los cambios producidos por la degradación del hábitat repercuten en los patrones de diversidad de anuros, para la comunidad del Bosque Atlántico distintos autores han sugerido que charcas o lagunas que se encuentran en áreas alteradas presentan mayor diversidad que aquellas situadas dentro del bosque, relacionado con una facilitación para especies generalistas o típicas de formaciones vegetales abiertas (Bernarde y Anjos, 1999; Toledo y Haddad, 2003; Vasconcelos y Rossa-Feres, 2005; Conte y Rossa Feres, 2006). Por otro lado, también se ha propuesto que la riqueza de anuros del Bosque Atlántico se encuentra positivamente relacionada con la heterogeneidad ambiental (Eterovick y Barata, 2006; Vasconcelos *et al.*, 2009).

A partir de la situación de vulnerabilidad en la que se encuentran las comunidades de anuros, debido a la pérdida y degradación de sus hábitats, surge la necesidad de evaluar y cuantificar el efecto de estos procesos sobre la diversidad de este grupo de vertebrados. Diversos trabajos abarcan este tópico, comparando ambientes estables, como reservas o parques, y ambientes que han sufrido o sufren un proceso de degradación. La gran mayoría de estos estudios se centran en la degradación del hábitat que ha causado la agricultura (ej. da Silva *et al.*, 2012; Delis *et al.*, 1996; Peltzer y Lajmanovich, 2004). Sin embargo,



algunos estudios evalúan el efecto de la degradación del hábitat sobre la diversidad de anuros, producido por una actividad económica más joven, como es la explotación forestal.

Los monocultivos forestales, se caracterizan por presentar menor complejidad y variedad de hábitats, y la riqueza de especies especialistas de bosque es a menudo más baja en estos que en los bosques naturales, mientras que la diferencia se hace menos fuerte para las especies generalistas (Magura *et al.*, 2000; Raman, 2006). Con el fin de evaluar como esta simplificación del hábitat repercute en la diversidad de anuros, a nivel global, se ha trabajado sobre el Bosque de niebla y plantaciones de café, en México (Pineda *et al.*, 2005), Bosques primario, secundarios y plantaciones de palma, en Colombia (Urbina-Cardona y Londoño-Murcia, 2003), Bosques y plantaciones de palma de aceite, en Asia (Faruk *et al.*, 2013), Bosques lluviosos y plantaciones de caucho, en China (Behm, *et al.*, 2013), y Bosques primarios y tala selectiva en África Occidental (Ernst y Rodel, 2005), y en Sudamérica (Ernst *et al.*, 2006). Específicamente sobre el efecto de *Pinus spp* sobre las comunidades de anuros, en Australia se ha trabajado en remanentes de Bosque y plantaciones de *Pinus radiata* (Parris y Lindenmayer, 2004) y en Brasil con invasión de *Pinus spp.* sobre charcas costeras del sur del país (Machado *et al.*, 2012). A pesar de que en Argentina la ecorregion del Bosque Atlántico sufre un rápido proceso de pérdida y degradación, hasta el momento no se ha evaluado como estos procesos repercuten sobre la diversidad de la comunidad de anuros de la región. Es por esto, que el principal objetivo de este capítulo fue analizar la diversidad de anuros presentes en ambientes de Bosque Atlántico y Monocultivos Forestales, cuantificando como los procesos de pérdida y degradación del hábitat afectan sobre los patrones de diversidad de esta comunidad de anuros.



3.1.1 Hipótesis y Objetivos

En base a lo previamente descripto, y partiendo del supuesto que la heterogeneidad del hábitat será mayor en el Bosque Atlántico que en el Monocultivo Forestal, la hipótesis propuesta para este trabajo plantea que el grado de heterogeneidad de un ambiente afecta la diversidad alfa y beta de anuros, siendo ésta menor en ambientes más homogéneos. Por lo tanto, los objetivos específicos de este capítulo son:

- ✓ Evaluar si existen diferencias en la diversidad alfa acumulada de la comunidad de anuros del Bosque Atlántico y los Monocultivos forestales en el Bosque Atlántico del norte de Misiones.
- ✓ Evaluar si existen diferencias en la composición de especies (diversidad beta) entre estos dos tipos de ambientes.
- ✓ Determinar cuál es la distribución de las especies de anuros dentro de estos dos ambientes, identificando especies del microhabitat terrestre y del cuerpo de agua.
- ✓ Determinar cuál es la relación entre las variables de la estructura del hábitat (cobertura del dosel, sotobosque, mantillo, DAP, hidroperiodo y profundidad del cuerpo de agua) y la diversidad de especies presente.

3.2 METODOLOGÍA

3.2.1 Muestreo de anuros. El mismo se llevo a cabo como se detalla en el capítulo II inciso 2.2.1.

3.2.2 Muestreo de la estructura del hábitat

Tanto en el Bosque Atlántico como en los Monocultivos forestales



se caracterizó la estructura de la vegetación y los cuerpos de agua de acuerdo a la siguiente metodología.

Las características estructurales de la vegetación se evaluaron en tres niveles diferentes: cubierta de dosel, sotobosque y mantillo. El diseño de muestreo incluyó tres transectas de 100 metros, en cada uno de los 6 sitios seleccionados para este estudio (3 sitios en BA y 3 en MF), haciendo un total de 18 transectas. En cada una de las transectas, el dosel, sotobosque y el mantillo se midió en puntos de muestreo dispuestos cada 10 metros, haciendo un total de 198 puntos de muestreo.

La **cobertura del dosel** se registró a través de fotografías hemisféricas (Fig. 33), analizadas posteriormente con un índice de cobertura. Si bien es de nuestro conocimiento que este método puede presentar algún sesgo, lo desestimamos debido a que diferenciar tan sutilmente las coberturas del dosel, no eran el objetivo principal de este trabajo (Cook *et al.* 1995; Nuttle 1997). El **sotobosque** se midió con la metodología de toques de intersección (Mateucci y Colma, 1982). Este método utiliza una delgada barra con una escala graduada, que se coloca verticalmente para registrar las plantas que son interceptadas a diferentes alturas. Se registró el número y forma de vida de plantas (herbáceas, arbustos, helechos, lianas, cañas, epífitas, etc.) entre 0 y 150 cm de altura. La profundidad del **mantillo** se midió directamente con una regla. También a lo largo de todo el transecto (considerando 2.5 metros de ancho) registramos el Diámetro a la Altura del Pecho (**DAP**) de árboles >10 cm.

Para caracterizar la estructura de los cuerpos de agua de cada sitio (Fig. 33) y en todos los muestreos se tomaron las siguientes variables: hidroperiodo, profundidad del cuerpo de agua y distancia a un punto fijo. El **hidroperíodo** del cuerpo de agua de cada sitio se midió como el número de eventos de muestreo donde se registró agua superficial en el mismo (rango entre 0-24 muestreos). La **profundidad del cuerpo de agua** se midió en tres puntos diferentes en el área



central del mismo y se promediaron los valores obtenidos. La variable **distancia a un punto fijo** consistió en la medida de la distancia entre el borde del cuerpo de agua y un punto prefijado, que en general fue un árbol marcado. También se tomaron muestras de agua para obtener datos sobre su conductividad y pH (con pHmetro-conductivímetro portátil HANNA HI9813-5).



Figura 33. Cobertura del dosel y cuerpos de agua de A- Monocultivo Forestal y B- Bosque Atlántico.

3.2.3 Análisis de datos

3.2.3.1 Definición de Diversidad Alfa y Beta

Hubbel (2001) define el término “diversidad” como sinónimo de la riqueza de las especies y sus abundancias relativas, en tiempo y



espacio. A diferentes escalas espaciales, Whittaker (1972) identificó distintos componentes de la diversidad y los designó como diversidades alfa α , beta β y gamma γ .

La **diversidad alfa** es la riqueza de especies de una comunidad particular considerada como homogénea (Whittaker, 1977). Se restringe al conjunto de especies del taxon de estudio que coexisten en un área homogénea del paisaje (Halffter *et al.*, 2001).

Halffter y Moreno (2005) identifican tres tipos de diversidad alfa: diversidad alfa puntual (número de especies que tiene una comunidad en un punto determinado), diversidad alfa promedio (promedio de valores puntuales correspondientes a diferentes lugares dentro de un paisaje ocupado por una misma comunidad) y diversidad alfa acumulada (número de especies que se colecta en un punto determinado en un cierto lapso de tiempo). En este trabajo, cuando hablamos de diversidad alfa hacemos referencia específicamente a la diversidad alfa acumulada.

La **diversidad beta** es el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades (Whittaker, 1977). El estudio de la diversidad beta permite evidenciar diferencias en la composición de especies, y está relacionado con conceptos como variación, similitud/disimilitud, recambio, anidamiento o complementariedad de especies. Los mecanismos que determinan los patrones de diversidad beta pueden ser diferentes a los que determinan la diversidad alfa; a su vez la diversidad beta puede responder de manera diferente a la diversidad alfa frente a un disturbio por lo que ambas medidas brindan información complementaria sobre los procesos que conducen la distribución de las especies y la diversidad (Fig. 34).

De acuerdo a Harrison *et al.*, (1992) y Baselga (2010, 2012) existen dos formas potenciales en que dos ensambles de especies “presenten cambios en la composición de especies” o sean diferentes. Una es el reemplazo de especies (“turnover”), que implica la sustitución



de algunas especies por otras, como consecuencia de restricciones ambientales, espaciales o históricas. Y la otra forma es la pérdida de especies (o ganancia), que implica la eliminación (o adición) de especies en solo uno de los sitios, y conduce a que el ensamble más pobre en riqueza sea un subconjunto estricto del sitio más rico (patrón llamado, anidamiento) (Baselga 2007, 2010, 2012; Baselga, *et al.*, 2007).

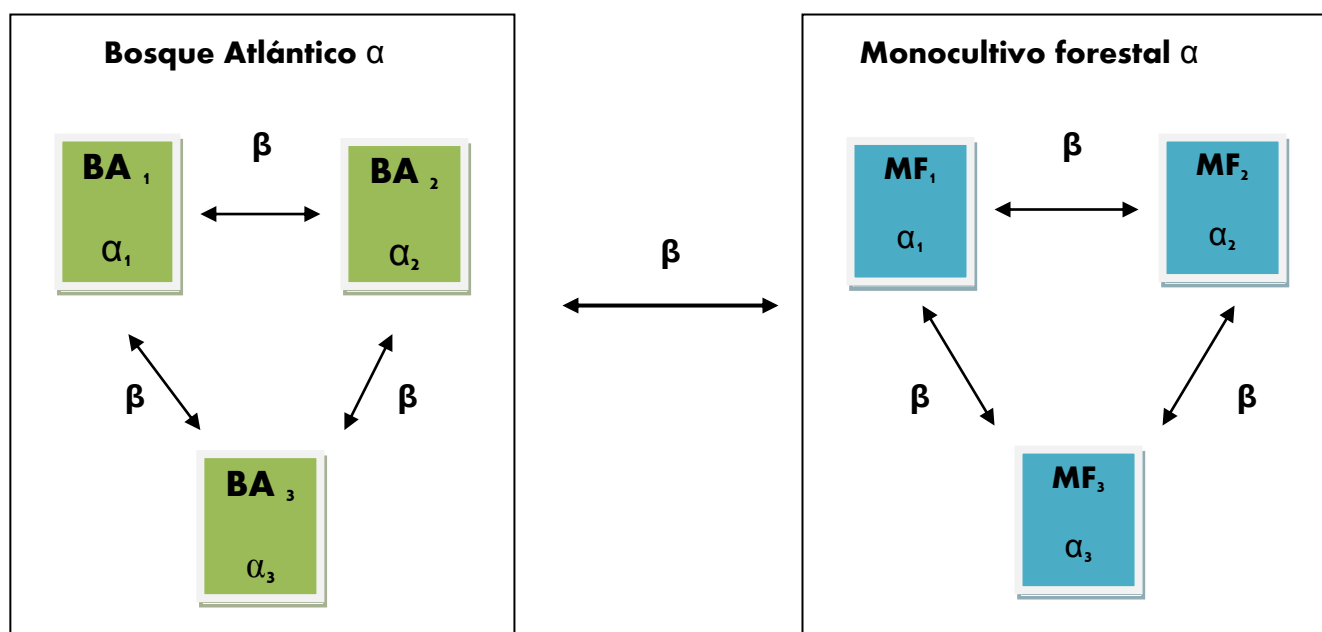


Figura 34. Esquema de las diversidades alfa y beta, representadas en nuestro sistema de estudio. Donde $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3$ es la diversidad puntual de cada uno de los seis sitios de muestreo y α es la diversidad acumulada por ambiente (BA y MF).

3.2.3.2 Calculo de la diversidad alfa

Cobertura de la muestra

Para el análisis de la diversidad alfa nos basamos en el concepto de cobertura de la muestra (“sample coverage”) propuesto por Ann Chao y Lou Jost (2012). Las muestras estandarizadas por su tamaño a menudo presentan diferentes grados de completitud, dependiendo de las distribuciones de abundancias de las comunidades a comparar. Por



ejemplo, una comunidad de árboles con 10 especies podría caracterizarse por una muestra de 100 individuos, sin embargo, el mismo tamaño de muestra podría subestimar la riqueza de un bosque tropical con 300 especies de árboles. Si comparamos las riquezas utilizando muestras estandarizadas en 100 individuos, la riqueza obtenida no proporcionará una idea significativa del verdadero grado de diferencia entre ambas. Las muestras estandarizadas por tamaño tampoco consideran una importante propiedad teórica de la riqueza específica: el principio de duplicación (“replication principle”) (Chao y Jost, 2012). Este principio dice que si tenemos N ensambles iguales en tamaño y diversidad, sin especies en común, la diversidad de ambos ensambles agrupados debe ser igual a N veces la diversidad de uno solo de los ensambles (Jost, 2010).

El concepto de cobertura de la muestra (Chao y Jost, 2012) salva estos inconvenientes, siendo un estimador de la completitud de la muestra, dada la proporción del número total de individuos de una comunidad que pertenecen a las especies representadas en la muestra. Utilizando la proporción de los *singletons* (especies representadas por solo un individuo en la muestra o f_1) como de los *doubletons* (especies representadas por dos individuos en la muestra o f_2), se calcula el estimador de cobertura para una muestra de tamaño n (Ec. 1).

$$\hat{C}_n = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2} \right]$$

Ecuación 1. Estimador de cobertura de la muestra n .

Aunque la rarefacción y extrapolación tradicionales basadas en el tamaño de la muestra (donde las muestras son estandarizadas a igual tamaño), provee información útil, es mucho más informativo estandarizar las muestras a igual cobertura. Esto asegura que estamos



comparando muestras de igual calidad e igual completitud, permitiendo inferencias más robustas y detalladas sobre las comunidades muestreadas (Chao y Jost, 2012).

Números de Hill (q^0 , q^1 , q^2)

Para caracterizar la diversidad alfa de especies de este ensamble de anuros, se propone la utilización de las curvas de rarefacción/extrapolación, basadas en los tres primeros números de Hill: riqueza de especies, el exponencial de la entropía de Shannon (o diversidad de Shannon) y el inverso del índice de Simpson (o diversidad de Simpson).

Hill (1973) integró la riqueza de especies y las abundancias de las mismas en un grupo de medidas de diversidad que más tarde se llamaron “serie de números de Hill” o numero efectivo de especies, definido para $q \neq 1$ como:

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

Ecuación 2. Índice de diversidad de orden q .

Donde el parámetro q determina la sensibilidad de la medida a las frecuencias relativas. Es decir, es una medida del número de especies cuando cada especie es ponderada por su abundancia relativa (Hill, 1973; Magurran, 2004). De toda la serie, los más importantes son:

$$q0 = \text{número total de especies (S)}$$

Cuando $q=0$, las abundancias de las especies no contribuyen a la



sumatoria de la ecuación 2. Sólo las presencias son contadas, siendo entonces que q^0 es simplemente la **riqueza de especies**.

$$q1 = \text{número de especies abundantes} = e^{H'}$$

Cuando el límite de la Ec. 2 tiende a 1, se convierte en el exponencial del familiar índice de Shannon, referido también como **diversidad de Shannon**.

$$q2 = \text{número de especies muy abundantes} = 1/\lambda$$

Cuando $q=2$ produce el inverso del índice de Simpson, el cual otorga más peso a las frecuencias de especies abundantes y no toma en cuenta las especies raras.

Además de la integración entre riqueza y abundancia, otra ventaja de los números de Hill es que todos se expresan en la misma unidad: número efectivo de especies. Siendo éste el número de especies igualmente abundantes que sería necesario para proporcionar el mismo valor de una medida de diversidad.

Factor de equitatividad (E)

La interpretación que proporciono Hill (1973) sobre q^1 como el “**número de especies abundantes**” y q^2 como el “**número de especies muy abundantes**” proveen una visión del significado del factor de Equitatividad (“Evenness Factor”).

$$E = \frac{q2}{q1}$$

Ecuación 3. Factor de equitatividad

Donde $q1$ y $q2$ son los números de la serie de Hill (Hill, 1973). Si hay algunas especies que son muy abundantes en la comunidad, solo



q^2 las considera, y casi no tiene en cuenta las especies raras de la comunidad (Jost, 2010). Sin embargo, este índice puede causar malentendidos en algunos casos particulares: alcanza valores altos cuando la equidad es alta (dos o más especies co-dominan la comunidad) (Baev y Penev, 1995).

Distribuciones de rango-abundancia

La curva de rango-abundancia empírica (o grafico de Whittaker, 1965) representa: en el eje y, las abundancias relativas de las especies (a menudo con transformación \log_{10} para acomodar distintos órdenes de magnitud), mientras que en el eje x se encuentran las especies graficadas, en una secuencia de más a menos abundante. Debido a que la mayoría de los muestreos de diversidad están incompletos, los estimadores de abundancias relativas se aplican solo a un subconjunto de especies que son detectadas en la muestra. A partir del concepto de cobertura de la muestra y sus generalizaciones, se propuso un nuevo marco estadístico para estimar las distribuciones de rango-abundancia completas, ajustando por separado la estimación de la abundancia relativa para el conjunto de las especies detectadas en la muestra y la estimación de la abundancia relativa para el conjunto de especies no detectados en la muestra, pero que se infieren que están presentes en el ensamble (Chao *et al.*, 2015). Este estimador de abundancias “no-condicional” (Chao *et al.*, 2015) promedia las abundancias de las especies sobre el total de las muestras, haya sido esa especie detectada o no en cada muestra. Para especies abundantes, con probabilidad de ser detectada en casi todas las muestras, los autores observaron que el promedio condicional y no-condicional son casi idénticos. Sin embargo, para especies raras, encontradas en pocas muestras, el promedio no-condicional disminuye la sobreestimación sobre las abundancias relativas verdaderas.



✓ Tomando a consideración estos sesgos en el calculo de la diversidad y con el objetivo de caracterizar la diversidad alfa de cada ensamble de anuros, se analizaron por separado los registros del microhábitat terrestre, obtenidos por las trampas de caída (datos de abundancia) y los registros del microhabitat cuerpo de agua, obtenidos por el muestreo larval y las transectas auditivas (datos de incidencia) para ambos ambientes (BA y MF).

✓ En el análisis de la diversidad alfa del microhabitat terrestre de ambos ambientes se estimó:

1. El nivel de cobertura de la muestra (CM) y se construyeron las curvas de cobertura como una función del número de individuos (para datos de abundancia).
2. Se calcularon los Números de Hill para cada uno de los dos ambientes (BA/MF), con un intervalo de confianza del 95% basado en el método de reemuestreo con 1000 replicas (bootstrapping) (Felsenstein, 1985).
3. Se graficaron las distribuciones de rango-abundancia de las especies utilizando el promedio no-condicional.

✓ El análisis de la diversidad alfa del microhabitat del cuerpo de agua se desprende de los datos colectados mediante el ML y las TBA. Como se menciona en la descripción de la técnica (Capitulo I, 1.8 Técnicas de muestreo), para las TBA solo se obtuvieron datos de incidencia (presencia/ausencia) de las especies. Por lo cual para el análisis de esta comunidad no se realizaron análisis basados en abundancias, como son los Números de Hill para q^1 y q^2 , y el factor de Equitatividad (Ec. 3). En este caso, se estimó:

1. El nivel de cobertura de la muestra y se construyeron las curvas como una función del número de muestras (para datos de incidencia).
2. Se calculó el numero de Hill para $q=0$ con un intervalo de



confianza del 95% basado en el método de reemuestreo con 1000 replicas (bootstrapping) (Felsenstein, 1985) y se graficaron las distribuciones de rango-abundancia a partir de las frecuencias de incidencia de las especies.

Los análisis mencionados fueron realizados utilizando el paquete iNEXT (iNterpolation/EXTrapolation) (Hsieh *et al.*, 2016) desarrollado para R (R Development Core Team, 2011). Y los gráficos se realizaron mediante el software Sigma Plot v 10.0 (Systat Software Inc., USA).

3.2.3.3 *Calculo de la Diversidad beta*

Composición de especies

Con el fin de determinar y comparar la identidad de las especies tanto del microhabitat terrestre, como de los cuerpos de agua de ambos ambientes (BA y MF) se graficó un diagrama de Venn. Los registros de especies en el microhabitat terrestre se obtuvieron a partir de las trampas de caída, mientras que para los cuerpos de agua se usaron los datos registrados por las transectas de bandas auditivas, dispuestas en los mismos, y del muestreo larval.

Cambios en la composición de especies

La selección de la medida de disimilitud entre comunidades es importante, ya que existen índices que consideran el recambio y anidamiento de especies como equivalentes (Jaccard y Sorensen), o solo consideran la disimilitud a partir del reemplazo de especies (Simpson). Para este análisis seleccionamos el método propuesto por Baselga (2010, 2012) de partición de la disimilitud (ej Índice de Sorensen o Jaccard) en dos componentes separados, uno teniendo en cuenta la



disimilitud derivada exclusivamente del recambio de especies y otro, la disimilitud derivada del anidamiento. Como se mencionó previamente, la descomposición de la diversidad beta permite conocer los mecanismos (pérdida, ganancia y/o recambio de especie) que generan las diferencias en composición entre ensamblajes.

Se analizó la diversidad beta entre el BA y MF, y entre el microhabitat terrestre y del cuerpo de agua de ambos ambientes. Por último, se analizó que componente determinaba la diversidad beta cuando se analizaban las replicas (n=3) dentro de cada ambiente. Para esto se utilizó el paquete Betapart (Baselga *et al.*, 2017), desarrollado para R (R Development Core Team, 2011).

$$\beta_{\text{sor}} = \beta_{\text{sim}} + \beta_{\text{sne}} \equiv \frac{b + c}{2a + b + c} = \frac{b}{b + a} + \left(\frac{c - b}{2a + b + c} \right) \left(\frac{a}{b + a} \right)$$

Ecuación 4. Diversidad beta a partir del índice de disimilitud de Sorensen, con su componente de recambio de especies o disimilitud de Simpson (β_{sim}) y su componente de anidamiento (β_{sne}). Donde a refiere al número de especies compartidas, b especies únicas del sitio menos rico y c especies únicas del sitio más rico.

3.2.3.4 Relación entre diversidad y estructura del hábitat

Se evaluaron las diferencias entre el BA y MF para las variables de hábitat registradas, mediante un análisis de Kruskal-Wallis (H) para medidas no paramétricas, mediante el software Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2013).

La relación entre las variables del microhabitat terrestre y del cuerpo de agua, y la estructura de los ensamblajes de anuros de cada



ambiente se calculó a partir del método de ordenamiento multidimensional no paramétrico (non-metric multidimensional scaling analysis, NMDS) (Kruskal, 1964; Faith *et al.*, 1987). Este método produce una ordenación de las muestras en un espacio de pocas dimensiones a partir de la separación de las muestras en el espacio multidimensional generado por las abundancias de las especies en los sitios (Urban *et al.*, 2002). El método NMDS no posee supuestos sobre la naturaleza de la respuesta de las especies a gradientes subyacentes, y el algoritmo ha demostrado ser robusto ante la falta de linealidad en los datos (Legendre y Legendre, 1998). La medida de distancia ecológica utilizada fue el índice de Bray-Curtis. Las diferencias entre grupos fueron evaluadas utilizando el análisis de similitud ANOSIM (Clarke y Warwick, 2001). Para este análisis se utilizó el paquete vegan (Oksanen *et al.*, 2011), desarrollado para R (R Development Core Team, 2011). Se evaluó a través del valor de estrés de Kruskal la cantidad de ejes a incluir en la ordenación, como también si los resultados obtenidos son ecológicamente interpretables (valor de estrés menor a 0,1; Quinn y Keough, 2002).

Por último, se utilizaron los scores de los sitios obtenidos para el primer eje del NMDS y se evaluó su correlación con las variables ambientales medidas. En este caso el primer eje de la ordenación representa las principales diferencias en la composición de especies entre sitios. El análisis de correlaciones múltiples se realizó mediante el software Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2013).

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Diversidad alfa

3.3.1.1. Comunidad de anuros del microhabitat terrestre



Para la comunidad de anuros del microhabitat terrestre del Bosque Atlántico se colectaron 766 individuos, pertenecientes a 10 especies (Tabla V). El cálculo de la cobertura de la muestra alcanzó un nivel del 99% (CM: 0.998) (Fig. 35). Para la comunidad del microhabitat terrestre de las plantaciones de Monocultivo Forestal se colectaron 198 individuos, pertenecientes a 6 especies (Tabla V). La cobertura de la muestra alcanzó un nivel del 100% (CM: 1) (Fig. 35). A partir de los altos valores obtenidos para la cobertura de la muestra, consideramos que los datos generados a partir de la muestra de referencia son robustos, y no sería necesario realizar una intra o extrapolación de los mismos, mediante la utilización de curvas de rarefacción.
























Anura		BA / MF	BA			MF		
Bufonidae			TC	TBA	ML	TC	TBA	ML
<i>Rhinella ornata</i> (Spix 1824)			2.0		1			
<i>Rhinella schneideri</i> (Werner 1894)			0.3					
Cycloramphidae								
<i>Odontophrynus americanus</i> (Duméril & Bibron 1841)			16.8	1		12.2	1	1
<i>Proceratophrys avelinoi</i> (Mercadal del Barrio & Barrio 1993)			0.1					1
Hylidae								
<i>Aplastodiscus perviridis</i> (Lutz 1950)							1	
<i>Dendropsophus minutus</i> (Peters 1872)				1	1			
<i>Dendropsophus nanus</i> (Boulenger 1889)				1	1			
<i>Hypsiboas caingua</i> (Carrizo 1991)				1	1			
<i>Hypsiboas faber</i> (Wied-Neuwied 1821)				1				
<i>Itapothyla langsdorffii</i> (Duméril & Bibron 1841)					1			
<i>Scinax berthae</i> (Barrio 1962)					1			1
<i>Scinax fuscovarius</i> (Lutz 1925)				1	1			
<i>Scinax squalirostris</i> (Lutz 1925)				1				
<i>Trachycephalus typhonius</i> (Linnaeus 1758)					1			
Leptodactylidae								
<i>Leptadactylus gracilis</i> (Duméril & Bibron 1841)							1	
<i>Leptodactylus elenae</i> (Heyer 1978)			0.8	1		4.6	1	
<i>Leptodactylus fuscus</i> (Schneider 1799)			0.1					
<i>Leptodactylus latrans</i> (Steffen 1815)			4.8		1	1.5		
<i>Leptodactylus mystacinus</i> (Burmeister 1861)			3.7	1		5.6	1	
<i>Physalaemus cuvieri</i> (Fitzinger 1826)			68.5	1	1	33.0		
Microhylidae								
<i>Elachistocleis bicolor</i> (Guérin-Meneville 1838)			2.9			43.1		1
RIQUEZA TOTAL POR AMBIENTE		S=19 S=10						

Tabla V. Riqueza y abundancia de especies para el BA y el MF, a partir de las TC (valores de abundancias relativas expresadas en %), TBA y ML (presencia/ausencia: 0/1)

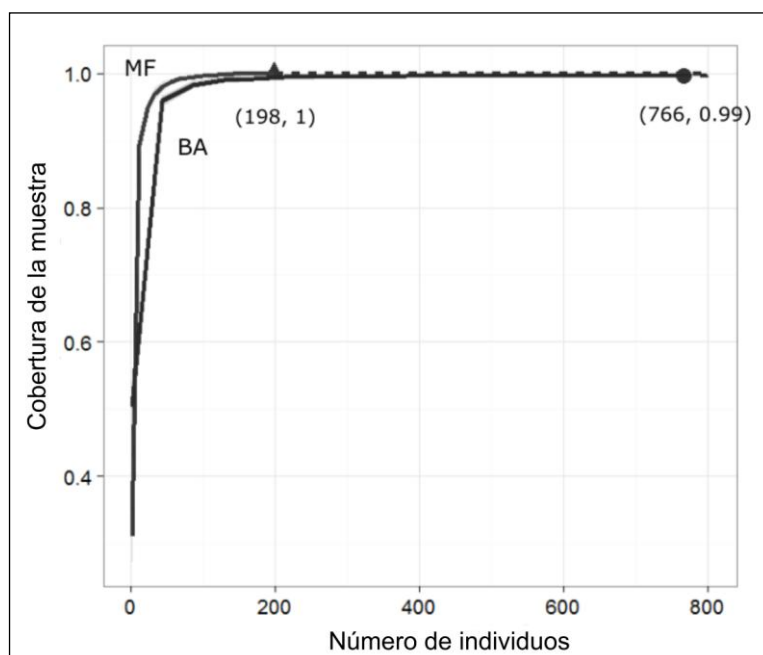


Figura 35. Curvas del nivel de cobertura de la muestra de los dos ambientes en función del tamaño de sus muestras de referencia.

El cálculo de la riqueza específica observada, índice de diversidad de Shannon e índice de diversidad de Simpson (números de Hill para $q=0$, 1, 2) para los anuros del BA fueron, 10, 2.92, y 1.98 respectivamente (Fig. 36). El factor de equitatividad fue de 0.679 (Tabla VI) y la curva de rango- abundancia muestra una distribución, donde se identifica una clara dominancia de la especie *Physalaemus cuvieri* por sobre las demás especies, y un agrupamiento de especies mucho menos abundantes, dentro de las que se encuentran *Rhinella schneideri*, *Leptodactylus fuscus* y *Proceratophrys avelinoi* (Fig. 37).

El cálculo de los números de Hill para $q=0$, 1, 2 para los anuros del MF fueron 6, 3.87, y 3.19 respectivamente (Fig. 36). El factor de equitatividad fue de 0.823 (Tabla VI) y la curva de rango- abundancia no muestra dominancia de ninguna especie sobre otra (Fig. 37).



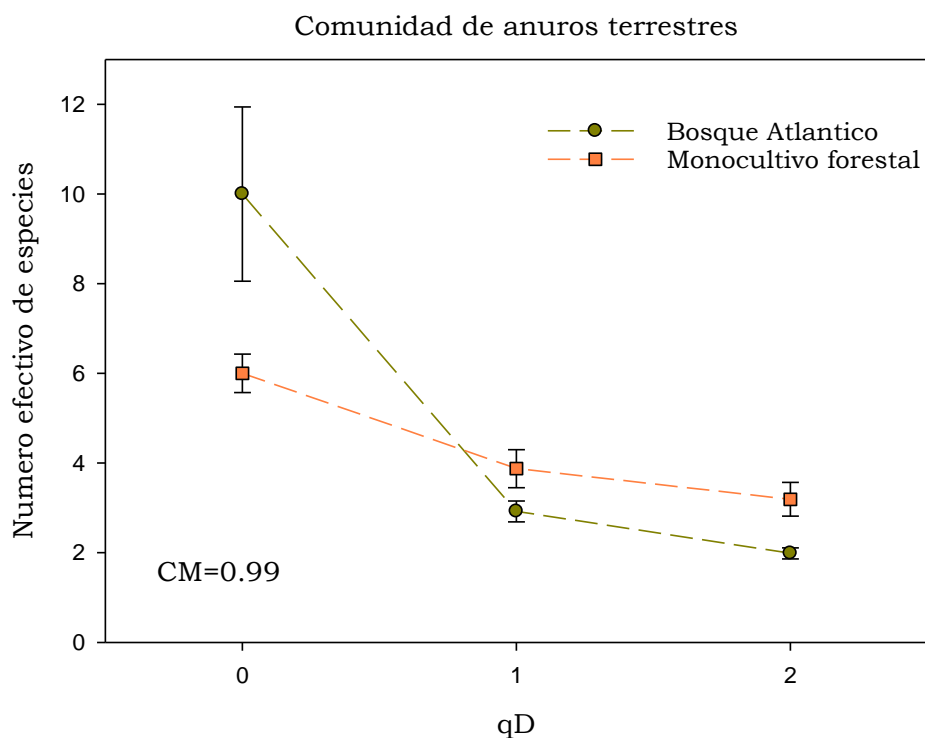
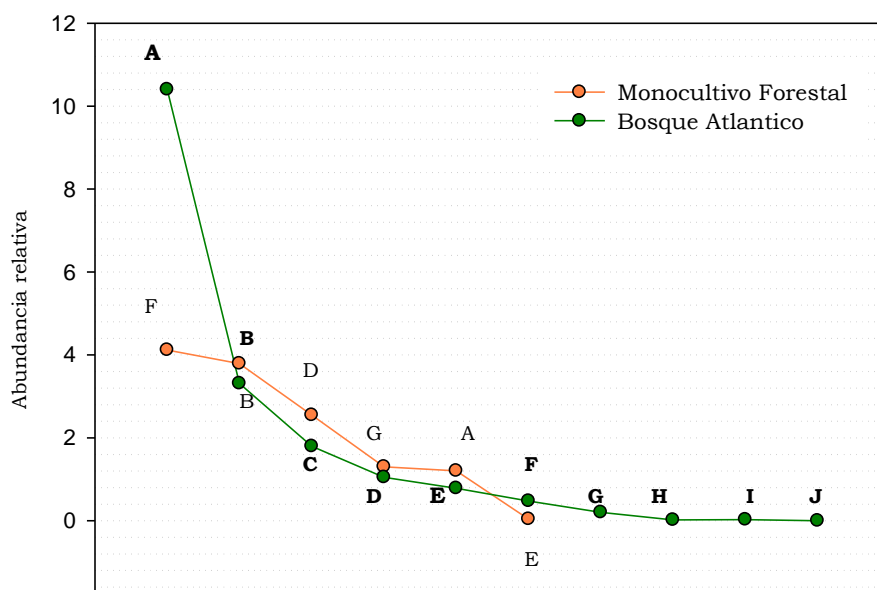


Figura 36. Perfil de diversidad de las comunidades de anuros del microhabitat terrestre del Bosque Atlántico y los Monocultivos Forestales con intervalos de confianza del 95%.

	Orden	qD	EE	qD.LCL	qD.UCL	Cobertura	FE
BA	0	10	1.00	8.41	11.41	0.99	0.681
	1	2.921	0.12	2.67	3.15	0.99	
	2	1.99	0.08	1.84	2.14	0.99	
MF	0	6	0.22	5.05	6.05	0.99	0.823
	1	3.875	0.22	3.47	4.30	0.99	
	2	3.191	0.20	2.83	3.62	0.99	

Tabla VI. Valores de los tres órdenes de q (qD), con su error estándar (EE), intervalo de confianza inferior (qD.LCL) y superior (qD.UCL) para el tamaño de muestra de referencia a igual cobertura (0.99) para los ambientes de BA y MF. La última columna muestra el valor del factor de equitatividad (FE) obtenido para cada ambiente.





A *Physalaemus cuvieri* B *Odontophrynus americanus* C *Rhinella ornata* D *L. mystacinus*
 E *Leptodactylus latrans* F *Elachistocleis bicolor* G *L. elenae* H *Rhinella schneideri*
 I *Leptodactylus fuscus* J *Proceratophrys avelinoi*

Figura 37. Distribuciones de rango-abundancia de las especies del microhabitat terrestre presentes en el BA y MF.

De acuerdo a estos resultados, la comparación entre BA y MF para los tres órdenes de q en función del tamaño de la muestra de referencia mostró mayor riqueza específica (q^0) para el BA, dado que no se superponen los intervalos de confianza (Fig. 36). Sin embargo, la diversidad de Shannon (q^1) y de Simpson (q^2) fue menor en el Bosque que en el Monocultivo Forestal.

El BA presenta menor valor de equitatividad en la distribución de abundancia de las especies que el MF, resultado también reflejado por las curvas de rango-abundancia (Fig.37). El monocultivo se muestra más equitativo, sin claras dominancias de una especie sobre las demás. La especie más abundante para la comunidad terrestre del BA fue *Physalaemus cuvieri*, mientras que para el MF fue *Elachistocleis bicolor*.



3.3.1.2. Comunidad de anuros del microhabitat cuerpo de agua.

Para la comunidad de anuros presentes en el microhabitat del cuerpo de agua del BA se registró una riqueza de 16 especies, mientras que para el MF se registraron 8 especies (Tabla V). El cálculo del nivel de cobertura la muestra alcanzó un nivel del 94% para el BA (CM: 0.941) y un nivel del 68% para el MF (CM: 0.683) en función de las unidades de muestreo (Fig. 38). A partir de este valor obtenido para la cobertura de la muestra consideramos que para hacer una correcta interpretación y comparación del valor de la riqueza específica (q^0) entre ambientes, corresponde rarificar el nivel de cobertura de la muestra más alto hasta el más bajo. A un nivel de cobertura de 0.68 el q^0 del BA tuvo un valor de 10.46 (E.E: 0.54), mientras que para el MF fue de 8 (E.E: 0.48), sin diferencias significativas entre ambientes debido a que los intervalos de confianza del 95% se superponen (Fig. 39).

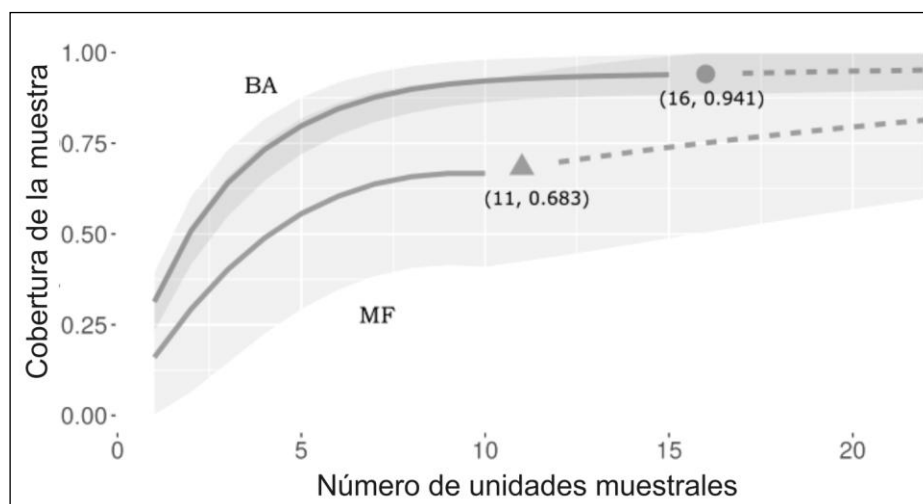


Figura 38. Curvas del nivel de cobertura de la muestra del microhabitat cuerpo de agua, para los dos ambientes (BA y MF), con intervalos de confianza del 95%.

La distribución de las especies registradas en el microhabitat del cuerpo de agua en el BA, muestra un patrón con una especie



dominante, un grupo de especies comunes y un agrupamiento de especies con menor incidencia. En este caso la especie dominante es *Dendropsophus minutus*. El agrupamiento de especies con menor incidencia incluye a *Leptodactylus latrans*, *Trachycephalus typhonius*, *Odontophrynus americanus* y *Leptodactylus mystacinus*. Para el microhabitat del cuerpo de agua del MF no se observa dominancia marcada de ninguna especie (Fig. 40).

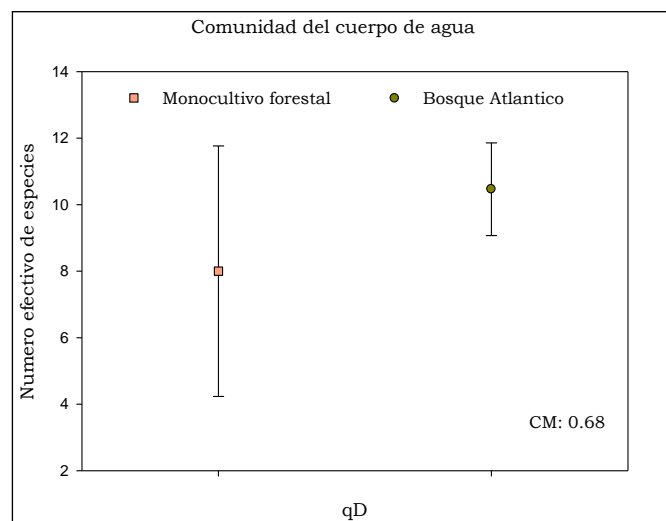
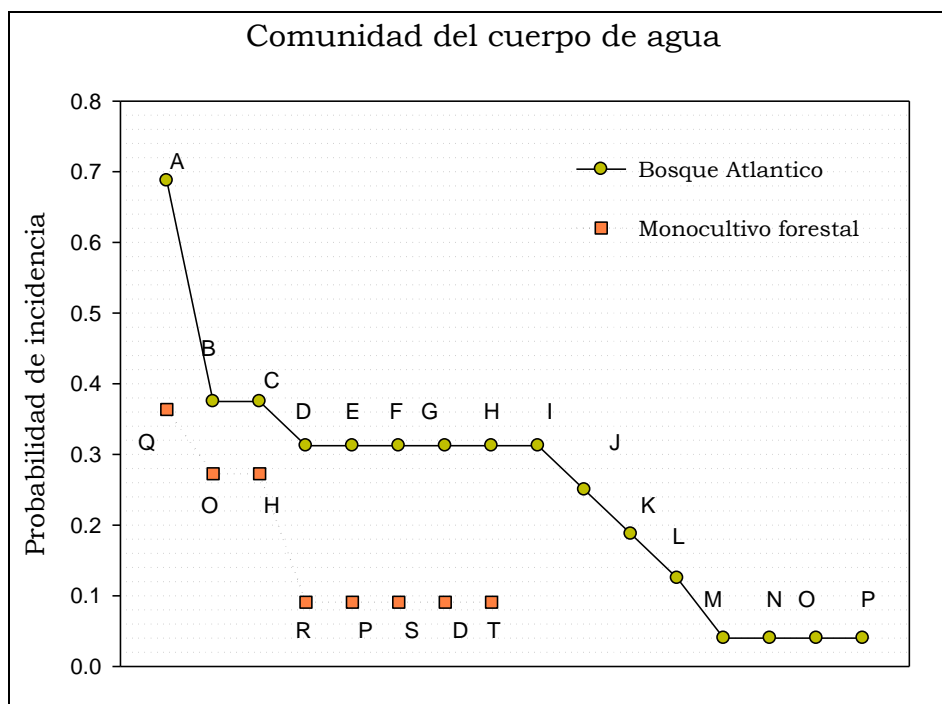


Figura 39. Grafico de la medida de diversidad q^0 del microhabitat cuerpo de agua para ambos ambientes (BA y MF), con sus intervalos de confianza del 95%.

	Orden	qD	EE	$qD.LCL$	$qD.UCL$	Cobertura
BA	0	10.46	0.54	9.06	11.85	0.68
MF	0	8	0.48	4.23	11.76	0.68

Tabla VII. Valores de q_0 (qD), con su error estándar (EE), intervalo de confianza inferior ($qD.LCL$) y superior ($qD.UCL$) para el mismo nivel de cobertura (0.68) del microhabitat cuerpo de agua para los ambientes de BA y MF.





- | | | | |
|---|--|--|--|
| A <i>Dendropsophus minutus</i> | B <i>Itapotihyla langsdorffii</i> | C <i>Dendropsophus nanus</i> | D <i>Scinax berthae</i> |
| E <i>Scinax clado ruber</i> | F <i>Physalaemus cuvieri</i> | G <i>Scinax fuscovarius</i> | H <i>Leptodactylus elenae</i> |
| I <i>Hypsiboas faber</i> | J <i>Rhinella ornata</i> | K <i>Hypsiboas caingua</i> | L <i>Scinax squalirostris</i> |
| M <i>Leptodactylus latrans</i> | N <i>Trachycephalus typhonius</i> | O <i>Odontophrynus americanus</i> | P <i>L. mystacinus</i> |
| Q <i>Proceratophrys avelinoi</i> | R <i>Leptodactylus gracilis</i> | S <i>Aplastodiscus perviridis</i> | T <i>Elachistocleis bicolor</i> |

Figura 40. Distribuciones de rango-abundancia de las especies presentes en los cuerpos de agua del Bosque Atlántico y Monocultivo forestal.

3.3.2 Diversidad Beta

3.3.2.1. Composición de especies.

Tanto en el microhabitat terrestre (TC) como en los cuerpos de agua (Técnicas ML y TBA) del Bosque y el Monocultivo se observó una composición de especies característica (Fig. 41).



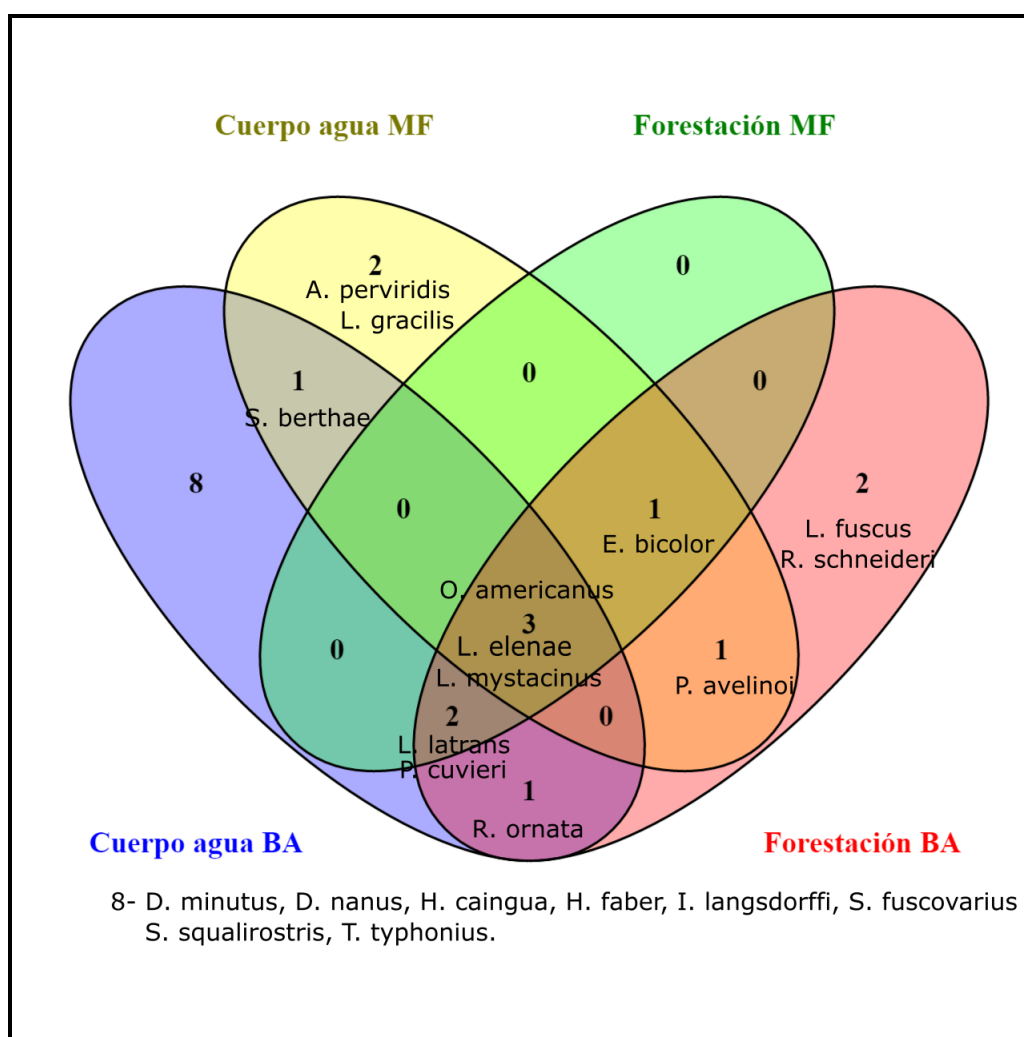


Figura 41. Diagrama de Venn que muestra las especies compartidas y exclusivas de la forestación y de los cuerpos de agua del BA y MF. Las 8 especies registradas exclusivamente en las charcas del BA, se encuentran enunciadas al pie del gráfico.

Leptodactylus mystacinus, *L. elenae* y *Odontophrynus americanus* fueron las únicas especies halladas tanto en el microhabitat terrestre como en los cuerpos de agua de ambos ambientes. *Leptodactylus latrans* y *Physalaemus cuvieri* se hallaron en el microhabitat terrestre y del cuerpo de agua del BA, mientras que para el MF solo se hallaron en el microhabitat terrestre. En los cuerpos de agua del BA se registraron 8 especies exclusivas, todas pertenecientes a la familia Hylidae (*Dendropsophus nanus*, *D. minutus*, *Hypsiboas caingua*, *H. faber*, *Itapotihyla langsdorffi*, *Scinax fuscovarius*, *S. squalirostris*, y



Trachycephalus typhonius). Mientras que *Leptodactylus gracilis* y *Aplastodiscus perviridis* fueron encontradas únicamente en los cuerpos de agua del MF. Se destaca que el microhabitat terrestre del MF no presentó ninguna especie exclusiva.

3.3.2.2 Cambios en la composición de especies.

La partición de la diversidad beta entre el Bosque Atlántico y el Monocultivo Forestal, mostró que tanto el anidamiento (β SNE: 0.24) como el intercambio de especies (β SIM: 0.18) intervienen en los cambios en la composición de especies entre estos ambientes (Tabla VIII). Sin embargo, cuando se compara entre ambientes, se analiza la diversidad beta de la comunidad de anuros del microhabitat terrestre y del cuerpo de agua por separado, queda claro que los procesos que subyacen a estos valores de diversidad beta son diferentes. Para la comunidad terrestre, la diversidad beta mostró un patrón de anidamiento exclusivamente, mientras que para las especies halladas en el cuerpo de agua, el recambio de especies es responsable de la mayor parte de los cambios en composición (Tabla VIII).

	β SOR	β SNE	β SIM
Bosque Atlántico-Monocultivo forestal	0.42	0.24	0.18
Microhab. terrestre BA- Microhab. terrestre MF	0.25	0.25	0
Microhab. cpo agua BA- Microhab. cpo agua MF	0.53	0.13	0.4

Tabla VIII. Valores de disimilitud (β SOR) para las comunidades de anuros, particionados en anidamiento (β SNE) y recambio de especies (β SIM).

Comparando la diversidad beta de la comunidad de anuros terrestre del BA entre sí y del MF entre sí, observamos que ni el anidamiento ni el recambio de especies, fue determinante para la



diversidad beta de estos ambientes (Fig. 42). Al comparar la diversidad beta de la comunidad de anuros de los cuerpos de agua del BA entre si y del MF entre sí, se observa que para el BA es mayor el componente de recambio de especies que el de anidamiento (Fig. 43).

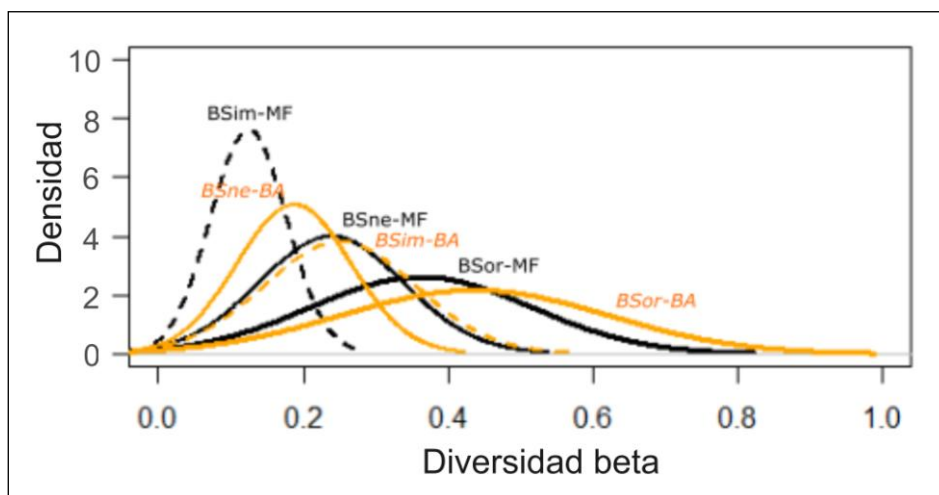


Figura 42. Curvas de la diversidad beta entre las replicas de cada ambiente, para la comunidad de anuros del microhabitat terrestre. Curvas de disimilitud (β SOR- BA/ β SOR-MF), particionados en anidamiento (β SNE-BA/ β SNE-MF) y recambio de especies (β SIM-BA/ β SIM-MF).

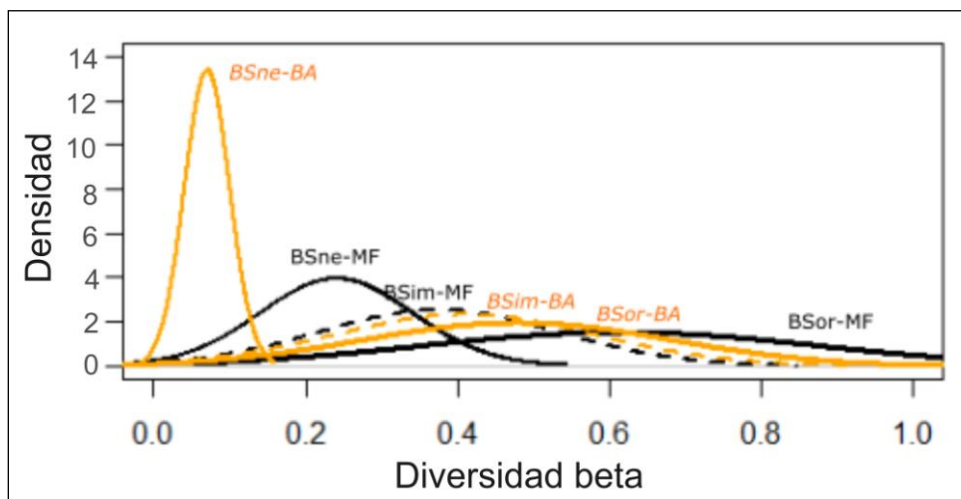


Figura 43. Curvas de diversidad beta entre las replicas de cada ambiente, para la comunidad del microhabitat cuerpo de agua. Curvas de disimilitud (β SOR- BA/ β SOR-MF), particionados en anidamiento (β SNE-BA/ β SNE-MF) y recambio de especies (β SIM-BA/ β SIM-MF).



3.3.3 Relación entre diversidad y estructura del hábitat

El análisis de la varianza para las variables de hábitat (Tablas IX y X), no reportó diferencias significativas entre ambientes para la profundidad del mantillo. Tampoco el pH, la conductividad y la distancia a un punto fijo de los cuerpos de agua tuvieron diferencias significativas entre los ambientes.

<i>Var. vegetación</i>	Bosque Atlántico		Monocultivo forestal		<i>H</i>	<i>*p</i>
	<i>Media (rango)</i>	<i>D.E.</i>	<i>Media (rango)</i>	<i>D.E.</i>		
Profundidad mantillo (cm)	2.13 (0.5-6)	± 1.23	2 (0.5-5)	± 0.91	0.00045	0.982
Cobertura dosel (%)	0.02 (0.0041-0.05)	± 0.01	0.02 (0.0041-0.04)	± 0.01	82.48	<0.0001
DAP (cm)	49.3 (0-201)	± 37.3	60.12 (0-109)	± 22.26	10.45	0.0012
Sotobosque (puntos de toque)	2.61 (0-8)	± 1.97	1.76 (0-7)	± 1.76	7.97	0.0041

Tabla IX. Valores de la media, rango y desvío estándar (D.E.) para las variables de la estructura de la vegetación del BA y MF. Comparaciones no paramétricas de la varianza mediante el estadístico Kruskal-Wallis (H), nivel de significancia de 0.05.

<i>Var. cuerpo de agua</i>	Bosque Atlántico		Monocultivo forestal		<i>H</i>	<i>*p</i>
	<i>Media (rango)</i>	<i>D.E.</i>	<i>Media (rango)</i>	<i>D.E.</i>		
Hidroperiodo	0.87 (0.7-1)	± 0.16	0.33 (0.11-0.54)	± 0.22	3.57	0.023
Profundidad (cm)	17.33 (0-56.5)	± 15.47	0.37 (0-8.50)	± 1.77	23.44	<0.0001
Ph	6.55 (5.75-7.70)	± 0.43	6.71 (6.32-6.98)	± 0.35	1.55	0.212
Conductividad	59.26 (0-98)	± 23.66	43 (28-65)	± 19.47	1.83	0.175
Distancia a punto fijo (mts)	3.42 (1.30-5.8)	± 1.38	2.40 (0-2.40)	± 0.01	0.88	0.345

Tabla X. Valores de la media, rango y desvío estándar (D.E.) para las variables caracterizando los cuerpos de agua del BA y MF. Comparaciones no paramétricas de la varianza mediante el estadístico Kruskal-Wallis (H), nivel de significancia de 0.05.



En el análisis de NMDS (Fig. 44) no se incluyó a las variables pH, conductividad y distancia a punto fijo debido a que contaron con escasos registros. En el análisis de ordenamiento en dos dimensiones se observa un agrupamiento de los sitios de BA (A, B, C) y de los sitios de MF (D, E, F) (valor de stress=0.05). El primer grupo de sitios se encuentra asociado positivamente a la mayor cantidad de variables ambientales. Por otro lado, los sitios del Monocultivo forestal estuvieron positivamente asociados al DAP. Las variables hidroperiodo y profundidad de la charca, mediante la longitud y el ángulo de sus ejes reflejan la fuerza y la dirección de su asociación con los sitios de Bosque. El ordenamiento de las especies, dentro de este espacio de dos dimensiones también mostró dos agrupamientos, uno entre las especies asociadas al BA y otro al MF, sin embargo estas asociaciones no fueron significativas (ANOSIM, $R=0.77$, $P=0.1$) (Fig. 44).

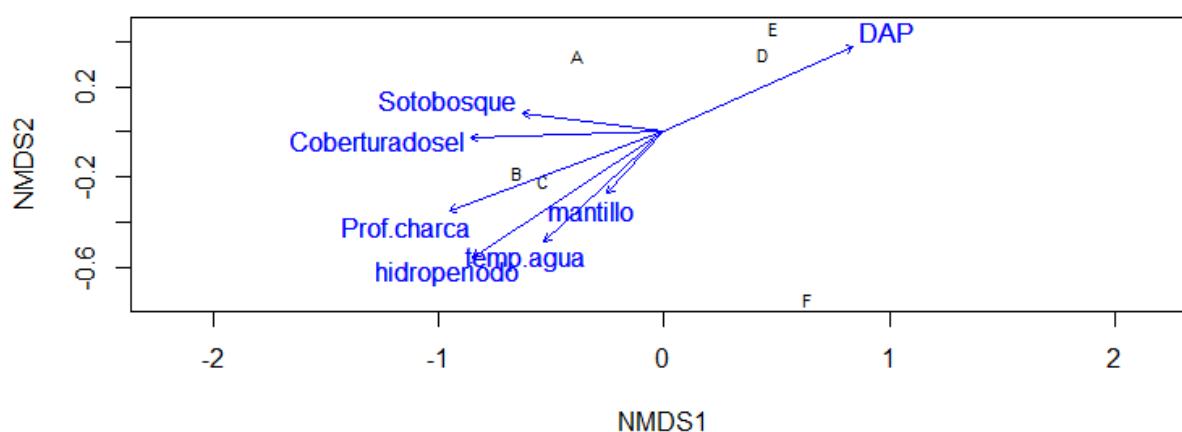


Figura 44. Escalamiento multidimensional no-paramétrico mostrando en dos ejes la segregación entre los sitios, de acuerdo a características estructurales de la vegetación y de los cuerpos de agua. A, B y C sitios de muestreo en el BA; D, E y F sitios de muestreo en el MF.



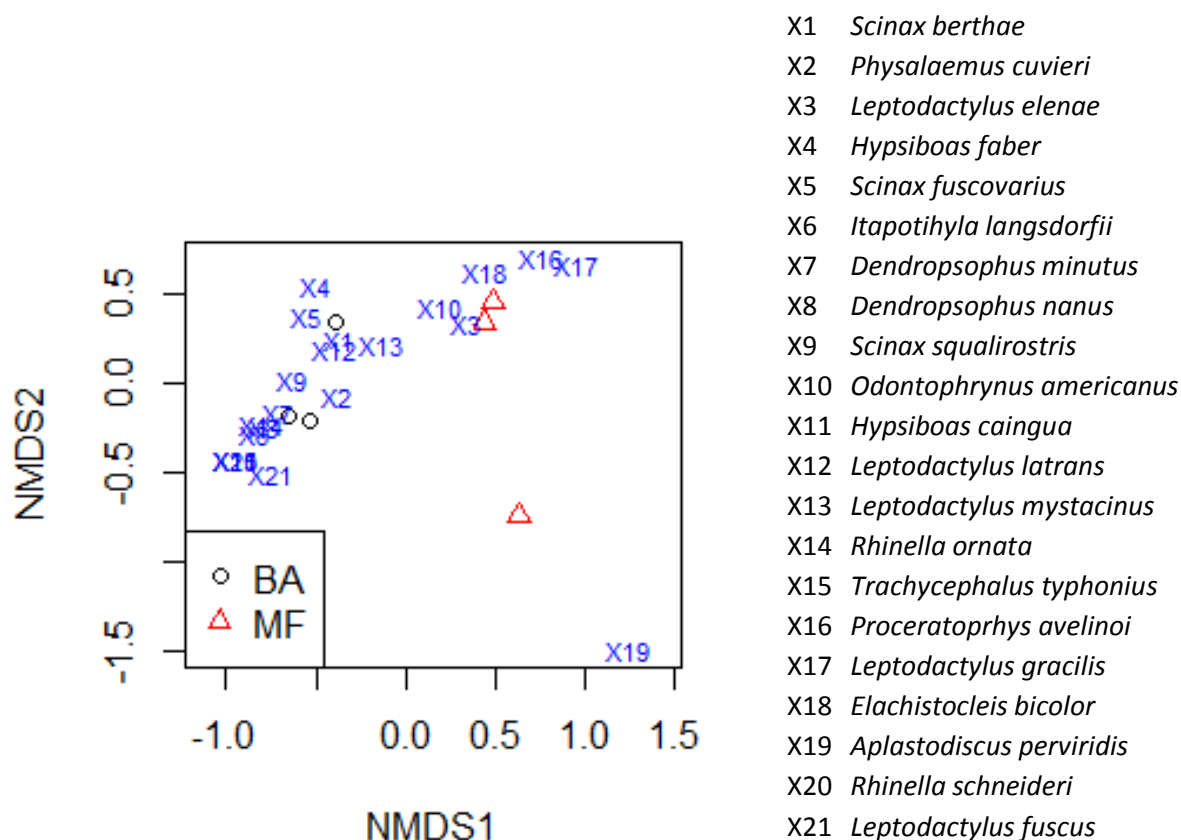


Figura 45. Escalamiento multidimensional no-paramétrico mostrando en dos ejes la distribución de las especies registradas en función de los sitios. Círculos, sitios en el Bosque Atlántico (A, B, C) y triángulos sitios en el Monocultivo Forestal (D, E, F).

En el análisis de correlación utilizando los scores de ordenamiento de los sitios en el eje 1 del NMDS y las variables de caracterización del hábitat, se observó que existe una relación significativa entre la composición de especies en los sitios y las variables cobertura de dosel, DAP, profundidad de la charca e hidroperiodo (Tabla XI).



	NMDS1	Cob.Dosel	Sotobos.	Mantillo	DAP	Prof.charca	Hidrop	Temp
<u>agua</u>								
NMDS1	1.00							
Cob. Dosel	-0.82***	1.00						
Sotobos.	-0.60	0.93*	1.00					
Mantillo	-0.27	0.44	0.53	1.00				
DAP	0.82***	-0.52	-0.20	-0.28	1.00			
Prof.charca	-0.93*	0.68	0.40	0.36	-0.96	1.00		
Hidrop.	-0.86**	0.59	0.34	0.20	-0.84***	0.92*	1.00	
Temp agua	-0.56	0.09	-0.17	-0.20	-0.65	0.66	0.84***	1.00

Tabla XI. Coeficientes de correlación de Spearman para las variables de caracterización del hábitat medidas en el BA y e MF. Valores de $p^* < 0.01$, $p^{} < 0.03$, $p^{***} < 0.04$.**

3.4 DISCUSIÓN

Siendo el objetivo de este capítulo el análisis de la diversidad alfa y beta de la comunidad de anuros del Bosque Atlántico y los Monocultivos forestales del norte de Misiones, comparando estos ambientes, y la influencia de sus variables de hábitat sobre la comunidad, a continuación se discutirán los resultados obtenidos.

La hipótesis propuesta para este trabajo planteaba que el reemplazo del Bosque nativo por plantaciones de Monocultivo Forestal disminuiría la diversidad alfa y beta en este segundo ambiente, debido a habitats más homogéneos. Dado que la riqueza de especies medida como q^0 , fue siempre mayor en el ambiente de Bosque, tanto para la comunidad del microhabitat terrestre como para la del microhabitat del cuerpo de agua, siendo esta diferencia significativa en el primer caso, nuestros resultados apoyan esta hipótesis.

Los resultados generales encontrados por estudios previos sobre



el efecto de monocultivos forestales en la diversidad de anuros (Pineda *et al.*, 2005; Urbina-Cardona y Londoño-Murcia, 2003; Behm *et al.*, 2013; Ernst *et al.*, 2006), observaron menor riqueza específica para las áreas degradadas estudiadas, en relación a las áreas de bosque. Específicamente sobre el efecto que la especie *Pinus spp* puede tener sobre la diversidad de anuros, Parris y Lindenmayer (2004) observó que cuando un bosque nativo de *Eucalyptus spp.* es reemplazado por una plantación de *Pinus radiata*, el hábitat para los anuros sufre una reducción y degradación que conlleva a la disminución de su riqueza específica. Por otro lado, Machado *et al.* (2012) también observó que la riqueza específica de anuros en los cuerpos de agua de las plantaciones de *Pinus spp.* se veía reducida a la mitad, en comparación con los cuerpos de agua de pastizales naturales. Si bien hasta el momento ningún trabajo trata específicamente la diversidad de anuros hallada en una plantación de *Pinus taeda* en relación al bosque nativo como la estudiada en esta tesis, encontramos similares resultados a los citados estudios en cuanto que la riqueza específica de anuros se ve disminuida en un ambiente más homogéneo. Específicamente, resultados mostraron que la riqueza específica de anuros adultos en un ambiente homogéneo como el Monocultivo forestal, se vio reducida a la mitad.

La equitatividad de estas comunidades de anuros, medida como q^2/q^1 , fue más alta en el Monocultivo Forestal que en el Bosque Atlántico (Tabla II). Esto pudo deberse a las características estructurales de cada comunidad, ya que las distribuciones de abundancia de las especies del Monocultivo evidenciaron la ausencia de especies dominantes y raras, generando una estructura de comunidad simple donde todas las especies presentan similares abundancias. Por el contrario, para la comunidad de anuros del Bosque Atlántico, se observó una estructura más compleja con especies con distribuciones de abundancias dominantes y raras.

Ernst *et al.* (2005, 2006) observaron alteración de la dinámica (estructura, composición) de dos comunidades de anuros tropicales,



expuestas a los efectos de la explotación forestal. Los autores encontraron para ambos casos, la reducción del número de especies especialistas en las charcas de ambientes degradados. Hillers *et al.* (2008) también registraron la pérdida de especies especialistas en áreas de bosques fragmentados y degradados cuando se comparaban con el bosque continuo. De acuerdo a Magurran (2004), un aspecto de la abundancia de las especies, como es la especialización a un hábitat, puede definir la rareza de una especie. En este contexto, nuestros resultados coinciden con lo previamente expuesto, siendo que ponen en evidencia la presencia de especies raras, o especialistas, únicamente para el Bosque Atlántico y no para el Monocultivo Forestal. Por lo tanto, bajo la influencia del disturbio se produce una simplificación del sistema lo que conduce a un empobrecimiento estructural de la comunidad.

A partir de nuestros resultados, se destaca que la especie con distribución de abundancia más dominante como *Physalaemus cuvieri* en el Bosque Atlántico, se ubicó dentro de las menos abundantes en el Monocultivo Forestal. Por el contrario *Elachistocleis bicolor* fue la especie más abundante del Monocultivo Forestal y se halló entre las de menor abundancia en el Bosque Atlántico. De acuerdo a las observaciones de campo, es posible que *E. bicolor* se vea beneficiada en el MF debido a la alta abundancia de hormigas y termitas presentes en ese ambiente, y siendo que esta especie lleva una dieta especializada en formícidos. El hecho de que ninguna de las especies de anuros mantuviera la misma posición jerárquica con respecto a su abundancia en los dos ambientes, podría estar sugiriendo que todas las especies se vieron afectadas en algún grado por la transformación del hábitat (Pineda *et al.*, 2005).

La composición de especies de estos ambientes, mostró que los cuerpos de agua del Bosque Atlántico albergan ocho especies exclusivas pertenecientes a la familia Hylidae, que no fueron encontradas ni en el



microhabitat terrestre ni en los cuerpos de agua del Monocultivo Forestal. Esto pudo deberse a los requerimientos de hábitat necesarios para la reproducción de esta familia de anuros.

Da Silveira Vasconcelos y Rossa-Feres (2005), sostienen que la heterogeneidad ambiental y el clima son factores que limitan la variedad de microhábitats húmedos requerido para especies con modos de reproducción más especializados. Es conocido que las especies de la familia Leptodactylidae ponen sus huevos en nidos de espuma sobre la superficie del agua, en cuevas subterráneas o en depresiones construidas por los machos, protegiéndolos así de la desecación y predación (Downie, 1988; Duellman y Trueb, 1994; Prado *et al.*, 2002). Mientras que las especies de la familia Hylidae son más susceptibles a las variaciones en el volumen de agua, debido a que depositan sus huevos en masas gelatinosas sumergidas en el agua o sobre la superficie de la misma (Duellman y Trueb, 1994; Arzabe *et al.*, 1998), y poseen larvas con tiempos de desarrollo más largo. Por otro lado, hábitats de aéreas abiertas ofrecen una mayor distribución horizontal de sitios de vocalización, beneficiando especies terrestres o de hojarasca, como los leptodactylidos, mientras que áreas con alta estratificación de la vegetación ofrecen una distribución vertical de las especies, relacionadas con la estratificación ambiental, beneficiando especies arbóreas, como los hilidos (Cardoso *et al.*, 1989). Por lo tanto, los requerimientos de hábitat para la reproducción de las dos familias más diversas del Bosque Atlántico (Hylidae y Leptodactylidae), son sustancialmente distintos.

En el ambiente de Monocultivo Forestal la persistencia del agua es efímera. Las temperaturas más altas, reforzadas por un dosel más abierto, pueden reducir la persistencia del cuerpo de agua. Cristiano *et al.* (2015), mediante comparaciones entre plantaciones de *Pinus taeda* y especies de árboles nativos del Bosque Atlántico de Misiones demostraron que entre estos ambientes la regulación del balance hídrico es distinta, y que existen componentes, como la infiltración y la escorrentía, que podrían estar impactando el ciclo hidrológico. Sumado



a esto, la falta de estratificación de la vegetación limita la posibilidad de encontrar en el Monocultivo Forestal sitios óptimos para la reproducción de los hílidos.

Abrunhosa *et al.* (2006) no encontró este patrón en su estudio, realizado en cuerpos de agua temporales del Bosque Atlántico del Sudeste de Brasil. Sus resultados mostraron que aunque los cuerpos de agua estuvieron ubicados en áreas abiertas, la familia Hylidae contribuyó con la mayor cantidad de especies. Esto podría estar indicando que los hílidos son capaces de reproducirse en áreas abiertas, siempre que las mismas estén incluidas en una matriz de Bosque. Es posible que el patrón que encontró Abrunhosa *et al.* (2006) demuestre que para los hílidos es más fuerte el efecto que tiene las características de los cuerpos de agua, a la estructura del vegetación, sobre su reproducción.

La diversidad Beta mostró que a pesar de que el ambiente de Bosque Atlántico y de Monocultivo Forestal presentan características de hábitat diferentes, se observó un alto número de especies que coexisten en ambos elementos, lo que da un valor de diversidad beta bajo. Por otro lado, para las comunidades de anuros del microhabitat terrestre, los cambios en la composición de especies entre ambientes se dieron únicamente por anidamiento. Esto último, podría estar indicando que las plantaciones de Monocultivo resultan en una pérdida de especies para la comunidad de anuros terrestres o de hojarasca del Bosque Atlántico.

Similares resultados encontró Machado *et al.* (2012), al evaluar el efecto de la invasión de *Pinus spp.* sobre la diversidad beta de anuros presentes en los cuerpos de agua de la costa sur de Brasil. Sus resultados mostraron que comparando charcas naturales entre sí y charcas con *Pinus* entre sí, ni el anidamiento ni el recambio de especies fueron determinantes para la diversidad beta. Sin embargo, al comparar



charcas naturales con charcas con pinos, la contribución del anidamiento fue más alta para la diversidad beta de anuros, que el recambio de especies. De acuerdo a Baselga (2010) áreas con diversidad beta generada por recambio de especies sugieren una alta diversidad regional, mientras que aéreas con diversidad beta generada por anidamiento indica una reducción en el número de especies a lo largo del gradiente ambiental. Por lo tanto, nuestros resultados muestran que sólo una parte del ensamble de anuros habita las plantaciones de Monocultivo, y ésta reducción en la riqueza de especies sugiere que algunas especies, principalmente especialistas como los Hílicos, son excluidas en este uso de la tierra (Hazell *et al.*, 2001; Guerry y Hunter, 2002), persistiendo solo aquellas más resistentes a los cambios ambientales inducidos por las plantaciones de *Pinus taeda*.

Por último, las variables ambientales que se correspondieron de manera significativa con las distribuciones de abundancia de las especies en cada sitio de muestreo, fueron la cobertura de dosel, el DAP, la profundidad y el hidroperiodo del cuerpo de agua. La cobertura del dosel y el DAP influyen en el grado de insolación del suelo y del cuerpo de agua, y en la cantidad de microhabitats disponibles para los anuros. La profundidad de la charca puede influenciar en la diversidad y abundancia de la vegetación acuática, donde muchas especies adhieren sus huevos. La duración del hidroperiodo tiene efecto directamente sobre la disponibilidad de sitios óptimos para el desarrollo larval. Por lo tanto, es posible que las variables más influyentes en la distribución de las especies en ambos ambientes aquí estudiados estén relacionadas, en mayor o menor medida, con la disponibilidad y persistencia del agua en el sitio, indispensable para la reproducción.

Varios autores consideran las características del cuerpo de agua, como el hidroperiodo y la profundidad, como el principal factor ambiental influenciando a las comunidades de anuros (ej. Snodgrass *et al.*, 2000; Beja y Alcazar, 2003, da Silva *et al.*, 2012, Semlitsch *et al.*,



1996; Peltzer y Lajmanovich, 2004; Moreira *et al.*, 2010). Específicamente en sectores del Bosque Atlántico del sudeste de Brasil, Da Silveira Vasconcelos y Rossa-Feres, (2005) observaron que la riqueza de anuros no se encontraba asociada a las características descriptoras de los cuerpos de agua analizados. Sin embargo, Machado *et al.* (2012), analizaron variables de un hábitat natural y también de un hábitat invadido por *Pinus spp.* y observaron una relación entre la riqueza de anuros y el corto hidroperiodo que caracterizó a los cuerpos de agua invadidos por *Pinus spp.* Por lo tanto, cuando las variables de la estructura del hábitat se comparan entre ambientes contrastantes como el Bosque Atlántico y Monocultivos Forestales, las características del cuerpo de agua, como la profundidad y el hidroperiodo, adquieren influencia sobre la riqueza y composición de las comunidades de anuros.

Cabe mencionar que en este sistema las especies más resistentes a los cambios introducidos por las plantaciones de *Pinus taeda* fueron *Leptodactylus mystacinus*, *L. elenae*, *Odontophrynus americanus* y *Elachistocleis bicolor*. Especies que ponen sus huevos en masas de espuma en depresiones de la tierra (*Leptodactylus mystacinus* y *Lep. elenae*) y/o en fondos barrocos (*Odontophrynus americanus*).



3.5 LITERATURA CITADA

- Abrunhosa, P.; Wogel, H. y Pombal Jr, J. P. 2006. Anuran temporal occupancy in a temporary pond from the Atlantic rain forest, south-eastern Brazil. *Herpetological Journal*, 16: 115-122.
- Arzabe, C.; Carvalho, C. X. y Costa. M. A. G. 1998. Anuran Assemblages in Crasto Forest Ponds (Sergipe State, Brazil): Comparative Structure and Calling Activity Patterns. *Herpetology*, 8: 111-113.
- Baev, P. V. y Penev, L. D. 1995. BIODIV: program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap, and cluster analysis. Versión 5.1. Pensoft, Sofia- Moscow, 57 pp.
- Baselga, A. 2007. Disentangling distance decay of similarity from richness gradients: response to Soininen et al. 2007. *Ecography*, 30: 838–841.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 134–143.
- Baselga, A. 2012. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 1223–1232.
- Baselga, A.; Jimenez-Valverde, A. y Niccolini, G. 2007. A multiple-site similarity measure independent of richness. *Biology Letters*, 3: 642–645
- Baselga, A.; Orme, D.; Villeger, S.; De Bortoli, J. y Leprieur, F. 2017. Betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. R package version 1.4-1. <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>
- Behm, J. E.; Yang, X. y Chen, J. 2013. Slipping through the Cracks: Rubber Plantation Is Unsuitable Breeding Habitat for Frogs in Xishuangbanna, China. *PLoS ONE* 8(9): e73688. doi:10.1371/journal.pone.0073688
- Beja, P. y Alcazar, R. 2003. Conservation of Mediterranean temporary ponds under agricultural intensification: an evaluation using amphibians. *Biological Conservation*, 114: 317–326.
- Bernarde, P. S. y Anjos, L. 1999. Distribuição espacial e temporal da anurofauna no parque estadual Matas dos Godoy, Londrina, Paraná, Brazil (Amphibia: Anura). *Comunicações do Museu de Ciencia y Tecnologia PUCRS, Serie Zoologia*, Porto Alegre 12: 127-140.



- Blaustein, A. R. y D. B. Wake. 1995. Declive en las poblaciones de anfibios. *Investigación y Ciencia*. Junio 1995, pp 8-13.
- Cardoso, A. J.; Andrade, G. V. y Haddad, C. F. B. 1989. Distribuição espacial em comunidades de anfibios (Anura) no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 49: 241-249.
- Chao, A. y Jost, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12): 2533-2547.
- Chao, A.; Hsieh, T. C.; Chazdon, R. L.; Colwell, R. K. y Gotelli, N. J. 2015. Unveiling the species-rank abundance distribution by generalizing the Good-Turing sample coverage theory. *Ecology*, 96(5): 1189-1201.
- Clarke, K. R. y Warwick, R. M. 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth, Plymouth Marine Laboratory.
- Conte y Rossa Feres, 2006 Conte, C. E. y Rossa-Feres, D. C. 2006. Diversidade e ocorrência temporal da anurofauna (Amphibia, Anura) em São José dos Pinhais, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23: 162-175.
- Cook, J. G.; Stutzman, T. W.; Bowers, C. W.; Brenner, K. A. y Irwin, L. L. 1995. Spherical densitometers produce biased estimates of forest canopy cover. *Wildlife Society Bulletin*, 23: 711-717.
- Cristiano, P., Campanello, P. I., Bucci, S. J., Rodriguez, S. A., Lezcano, O. A., Scholzc, F. G., Madanes, N., Di Francescantonio, D., Oliva Carrasco, L., Zhang, Y. y Goldstein, G. 2015. *Agricultural and Forest Meteorology*, 203: 96-106.
- da Silva, F. R., Almeida-Neto, M., do Prado, V. H. M., Haddad, C. F. B., de Cerqueira Rossa-Feres, D. 2012. Humidity levels drive reproductive modes and phylogenetic diversity of amphibians in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, 39: 1720-1732.
- Delis, P. R., Mushinsky, H. R. y McCoy, E. D. 1996. Decline of some west-central Florida anuran populations in response to habitat degradation. *Biodiversity and Conservation*, 5: 1579-1595.
- DeMaynadier, P. G. y M. Hunter. 1998. Amphibian and forest edge effect.



- Conservation Biology. 12(2): 314-352.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S. y Mouquet, N. 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47, 15–25.
- Di Castri, F. y T. Younès. 1996. Introduction: biodiversity, the emergence of a new scientific field - its perspectives and constraints. In: *Biodiversity, science and development: towards a new partnership*. F. di Castri y T. Younès, Eds. CAB International & IUBS, Cambridge. Pp. 1-11.
- Di Rienzo, J. A.; Casanoves, F.; Balzarini, M. G.; Gonzalez, L.; Tablada, M. y Robledo, C. W. 2013. InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat, FCA. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- Downie, J. R. 1988. Functions of the foam in the foam- nesting leptodactylid *Physalaemus pustulosus*. *Herpetology Journal*, 1: 302-307.
- Duellman, W. E. y Trueb, L. 1994. *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, Baltimore and London.
- Ernst, R. y Rodel, M. O. 2005. Anthropogenically induced changes of predictability in tropical anuran assemblages. *Ecology*, 86: 3111– 3118.
- Ernst, R.; Linsenmair, K. E. y Rodel, M. O. 2006. Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation*, 133: 143–155.
- Eterovick, P. C. y Barata, I. M. 2006. Distribution of tadpoles within and among Brazilian streams: the influence of predators, habitat size and heterogeneity. *Herpetologica* 62: 365-377.
- Fahrig, L. 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. - *Ecological Applications*. 12: 346–353.
- Faith, D. P., Minchin, P. R. y Belbin, L. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*, 69: 57-68.
- Faruk, A., Belabut, D., Ahmad, N., Knell, R. J. y Garner, T. W. J. 2013. Effects of Oil-Palm Plantations on Diversity of Tropical Anurans. *Conservation Biology*, (27) 3: 615–624.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies with a molecular clock.



- Syst. Zool. 34: 152–161.
- Guerry, A. D. y J. E. Hunter. 2002. Amphibian distributions in a landscape of forest and agriculture: an examination of landscape composition and configuration. *Conservation Biology*, 16: 745-754.
- Halffter, G. y Moreno, C. E. 2005. Significado biológico de las diversidades Alfa, Beta y Gamma. Capítulo 1. En: *Monografías Tercer Milenio*. Halffter G, Soberon J, Kolenff P y A Melic (Eds). Vol. 4, SEA, Zaragoza. Folio X, 242 pp.
- Halffter, G.; Moreno, C. E. y Pineda, E. O. 2001. Manual para evaluación de la biodiversidad en Reservas de la Biosfera. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 2. Zaragoza, 80 pp.
- Harper, J. L. y D. L. Hawksworth. 1995. Biodiversity: measurement and estimation, preface. En: D.L. Hawksworth (ed.), *Biodiversity: Measurement and Estimation*. Chapman & Hall, The Royal Society, Londres. Pp. 5-12.
- Harrison, S; Ross, S. J. y Lawton, J. H. 1992. Beta-diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61: 151–158.
- Hazell, D., Cunningham, D. L., Mackey, B. y Osborne, W. 2001. Use of farm dams as frog habitat in an Australian agricultural landscape: factors affecting species richness and distribution. *Biology Conservation*, 102: 155-169.
- Heywood, V. H. 1995. *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press - UNEP, Cambridge.
- Hill, M. 1973. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.
- Hillers, A., Veith, R. y Rodel, M. O. 2008. Effects of Forest Fragmentation and Habitat Degradation on West African Leaf-Litter Frogs. *Conservation Biology*, (22)3: 762–772.
- Hsieh, T., Ma, K. y Chao, A. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species 553 diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*: doi:10.1111/2041-210X.12613
- Hubbell, S. P. 2001. *A Unified Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.



- Jost, L. 2010. The relation between evenness and diversity. *Diversity* 2: 207–232.
- Kruskal, J. 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to nonmetric hypothesis. *Psychometrika*, 29: 1-27.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. Numerical ecology. Second English edition. Elsevier Science, Amsterdam, The Netherlands.
- Machado, I. F., Moreira, L. F. B. y Maltchik, L. 2012. Effects of pine invasion on anurans assemblage in southern Brazil coastal ponds. *Amphibia-Reptilia*, 33: 227-237.
- Magura, T.; Tothmeresz, B. y Bordan, Z. 2000. Effects of nature management practice on carabid assemblages (Coleoptera: Carabidae) in a non-native plantation. *Biological Conservation*, 93:95–102.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring Biological Diversity. Blackwell Publishing, Oxford.
- Matteucci, D. S. y Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D. C. 168p
- Moreira, L. F. B.; Machado, I. F.; Garcia, T. V. y Maltchik, L. 2010. Factors influencing anuran distribution in coastal dune wetlands in southern Brazil. *Journal of Natural History*, 44: 1493- 1507.
- Morrone, J. J. y S. Coscarón. 1998. Biodiversidad de Artrópodos Argentinos. Una perspectiva biotaxonómica. Ediciones Sur, La Plata, 599 pp.
- Naciones Unidas. 1992. Convention on Biological Diversity. Jul. 17, 1992. United Nations, New York. Reprinted in *Environ. Policy Law*. 22:251–258.
- Noss, R. F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4: 355-364.
- Nuttle, T. 1997. Densiometer bias? Are we measuring the forest or the trees? *Wildlife Society Bulletin*, 25: 610–611.
- Oksanen, J.; Blanchet, F. G.; Kindt, R.; Legendre, P.; O'Hara, R. B.; Simpson, G. L.; Solymos, P.; Stevens, M. H. y Wagner, H. 2011. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.17-9.



- Parris, K. M. y Lindenmayer, D. B. 2004. Evidence that creation of a *Pinus radiata* plantation in south-eastern Australia has reduced habitat for frogs. *Acta Oecologica*, 25: 93–101.
- Peltzer, P. M. y Lajmanovich, R. C. 2004. Anuran tadpole assemblages in riparian areas of Parana river (Argentina). *Biodiversity Conservation*, 13: 1833–1842.
- Pimm, S. L.; Jenkins, C. N.; Abell, R.; Brooks, T. M.; Gittleman, J. L.; Joppa, L. N.; Raven, P. H.; Roberts, C. M.; y Sexton J. O. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. - *Science* 344: 1246752.
- Pineda, E.; Halffter, H.; Moreno, C. y Escobar, F. 2005. Transformación del bosque de niebla en agrosistemas cafetaleros: Cambios en las diversidades alfa y beta de tres grupos faunísticos. Pp. 177-190. En: Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic. 2005. Sobre Diversidad Biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma. *m3mMonografías 3er Milenio*, vol. 4. SEA, Conabio, Grupo Diversitas & Conacyt, Zaragoza – España.
- Pough, H. F. 1999. Salamanders, anurans and cecilians. In: Pough, F. G., Jannis, C. M. & Heiser, J.B. (Eds). *Vertebrate Life*, 5 Edition, Prentice Hall, New Jersey (USA). 773 pp.
- Prado, C. P. A.; Uetanabaro, M. y Hadad, C. F. B. 2002. Description of a new reproductive mode in *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae), with a review of the reproductive specialization toward terrestriality in the genus. *Copeia*, 4: 1128-1133.
- Quinn, G. P. y Keough, N. J. 2002. *Experimental desing and data analysis for biologist*. Cambridge University Press. New York.
- R Development Core Team. 2011. R: A Language and Environment for Statistical Computing Version 2.13.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <http://www.r-project.org>
- Raman TRS (2006) Effects of habitat structure and adjacent habitats on birds in tropical rainforest fragments and shaded plantations in the Western Ghats, India. *Biodivers Conserv* 15:1577–1607.
- Semlitsch, R. D., Scott, D. E., Pechmann, J. H. K. y Gibbons, J. W. 1996.



- Structure and dynamics of an amphibian community: evidence from a 16-year study of a natural pond. En Cody, M. L. & J. Smallwood (eds), *Long-Term Studies of Vertebrate Communities*. Academic Press, Orlando: 217–248.
- Snodgrass, J. W.; Komoroski, M. J.; Bryan, A. L. y Burger, J. 2000. Relationships among isolated wetland size, hydroperiod, and amphibian species richness: implications for wetland regulations. *Conservation Biology*, 14: 414–419.
- Solbrig, 1991; Solbrig, O. T. 1991. The origin and function of biodiversity. *Environment*, 33: 16-38.
- Toledo, L. F.; Zina, J. y Haddad, C. F. B. 2003. Distribuição espacial e temporal de uma comunidade de Anfíbios Anuros do Município de Rio Claro, São Paulo, Brasil. *Holos Environment*, 3: 136-149.
- Toucher, M., Glascon C. y B. Zimmermman. 1997. Fragmentation Effects on a Central Amazonian Frog Community: A ten Year Study, pp 815-816. In Lawrence, W.F. & Bierregaard, R.O. (Eds) *Tropical Forest Remnants*. University of Chicago Press, Chicago III, USA, pp 616.
- UNEP, 1992. Convention on biological diversity. United Nations Environmental Program – Environmental Law and Institutions Program Activity Centre, Nairobi.
- Urban, D.; Goslee, S.; Pierce, K. y Lookingbill, T. 2002. Extending community ecology to landscapes. *Ecoscience*, 9: 200-230.
- Urbina-Cardona, J. N. y Londoño-Murcia, M. C. 2003. Distribución de la comunidad de herpetofauna asociada a cuatro áreas con diferente grado de perturbación en la Isla Gorgona, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 27: 105-113.
- Vasconcelos, T. S. y Rossa-Feres, D. C. 2005. Diversidade, distribuição espacial e temporal de anfíbios anuros (Amphibia, Anura) na região noroeste de estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica*, 5: 1-14.
- Vasconcelos, T. S.; Santos, T. G.; Rossa-Feres D. C. y Haddad, C. F. B. 2009. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Canadian Journal of*



Zoology, 87: 699-707.

Whittaker, R. H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. Nature, 147: 250-260.

Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon, 21: 213 - 251.

Whittaker, R. H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. In: Evolutionary Biology. M. K. Hecht, W. C. Steere y B. Wallace, Eds. Plenum Press, New York. Pp. 1-67.



CAPITULO IV

VARIABILIDAD DEL TAMAÑO CORPORAL

4.1 INTRODUCCION

4.1.1 Variación en el tamaño corporal

El tamaño corporal probablemente sea el rasgo más relevante y con mayor número de implicancias en la vida de un organismo. Es una propiedad fundamental de la forma de un animal, relacionada con la fisiología, el comportamiento, la morfología y la ecología (White *et al.*, 2007). Por otro lado, se ha relacionado al tamaño corporal con la aptitud física de un animal, debido a su estrecha asociación con la longevidad, la fecundidad, la tasa metabólica y la tolerancia al estrés ambiental (Calder, 1984; Schmidt-Nielsen, 1984).

Los anuros presentan un ciclo de vida complejo con una fase vital de crecimiento y desarrollo acuático, seguida por una fase terrestre de crecimiento y reproducción (Duellman y Trueb, 1986). Su crecimiento sigue un patrón indeterminado, con un crecimiento continuo que se convierte en asintótico una vez alcanzada la madurez sexual. Las diferencias encontradas en el tamaño adulto son asumidas como dependientes de la variación que ocurre en el patrón de crecimiento entre la fase post-metamórfica y la madurez reproductiva (por ej. Halliday y Verrell, 1988; Esteban y Sanchiz, 2000). La fase de crecimiento larvario representa escasamente un 0.1-6 % del total de crecimiento del tamaño medio adulto (Werner, 1986).

El incremento del tamaño corporal confiere ventajas sobre la eficacia biológica, como numerosos trabajos lo han demostrado (Crump, 1974; Howard, 1978; Prado *et al.*, 2000; Camargo *et al.*, 2005). Es mucha la evidencia que existe sobre la selección sexual favoreciendo un tamaño corporal grande en los machos. Aun así la selección sexual para un tamaño corporal pequeño en los machos también se produce en la naturaleza. A menudo esto último, se ve enmascarado por el buen estado del organismo más grande y por lo tanto se hace menos obvio. Se ha sugerido que los costos de poseer un tamaño grande son: (1) costos de viabilidad en juveniles debido a un desarrollo largo y/o un



crecimiento rápido; (2) costos de viabilidad en juveniles y adultos debido a depredación, parasitismo o inanición debido a la agilidad reducida, detectabilidad aumentada, mayores requerimientos de energía, estrés térmico y/o costos intrínsecos de la reproducción; (3) disminución del éxito reproductivo en machos grandes debido a su agilidad reducida y/o sus altos requerimientos energéticos; y por ultimo, (4) disminución del éxito reproductivo de hembras y machos grandes debido a la reproducción tardía (Blanckenhorn, 2000). Por otro lado, un tamaño corporal pequeño también acarrea ventajas ecológicas, como el aumento de la superficie del hábitat y la disponibilidad de alimentos, lo que lleva a un aumento de la densidad poblacional (Clarke, 1996).

Mecanismo de selección	Costo del tamaño grande
1- Selección de viabilidad larval o adulto contra ♂ ♀ de gran tamaño	<p>A- Costo de Viabilidad a lo largo del desarrollo (depredación, parasitismo, o requerimiento alimentario)</p> <p>B- Costo de Viabilidad de rápido crecimiento (depredación, parasitismo, o requerimiento de alimento)</p> <p>C- Costo de Viabilidad de la agilidad reducida o el aumento de detectabilidad (tamaño selectivo para la depredación o parasitismo)</p> <p>D- Tiempo y costo energético apoyando el tamaño grande (tamaño selectivo para el requerimiento de alimento)</p> <p>E- Costo de Viabilidad de la reproducción</p> <p>F- Costo de Viabilidad de estrés por calor (de tamaño selectivo para mortalidad)</p>
2- Selección sexual (y reproductiva) contra ♂ de gran tamaño	<p>A- Reducción de la agilidad en el apareamiento o costo de la reproducción</p> <p>B- Limitación de la energía (y tiempo) en el apareamiento o costo de la reproducción</p>
3- Selección para la reproducción temprana en ♀ de tamaño pequeño (selección reproductiva)	Costo energético en la reproducción en tamaño grande
4- Selección para la reproducción temprana (protandria) en ♂	Costo del apareamiento cuando se reproducen más tarde a tamaño mas grande
5- Selección para encontrar pareja eficiente que produce ♂ pequeño	Apareamiento, búsqueda, y costo de viabilidad cuando se reproducen más tarde en tamaño grande

Tabla XII. Mecanismos de selección contra un tamaño corporal grande, y su costo asociado (Blanckenhorn, 2000).

En los anuros, varios factores pueden contribuir a la variación en el tamaño del cuerpo adulto, tanto dentro de una población como entre las mismas.

Una de las principales fuentes de variación del tamaño corporal



en anuros, es sin duda, la **disponibilidad de alimento**. A partir de la composición de la dieta se pueden dilucidar distintos patrones de forrajeo y particularmente distintas estrategias de captura (“generalistas” vs “especialistas”). Las dietas especializadas de los anuros en general están en consonancia con una tendencia a la formicivoría, lo que se relaciona con una alta abundancia de presas, debido al bajo aprovechamiento energético de las mismas (Caldwell, 1996; Vences *et al.*, 1998). Adicionalmente, para algunas especies, la abundancia y calidad de las presas consumidas podría variar estacionalmente, entre sexos y a lo largo de la ontogenia (Labanick, 1976; Hodgkison y Hero, 2003; Maneyro *et al.*, 2004). Los adultos y juveniles de muchas especies de anuros ocupan el mismo hábitat y posiblemente presenten la misma disponibilidad de presas (Duellman y Lizana, 1994; Giaretta *et al.*, 1998; Hodgkison y Hero, 2003; Brasileiro *et al.*, 2010), sin embargo, la composición de la dieta puede diferir entre individuos de distinto tamaño. En este caso, la selección para diferentes tamaños de presas posiblemente resulte de las limitaciones morfológicas, como puede ser el tamaño de la boca (Labanick, 1976; Brasileiro *et al.*, 2010).

Con el fin de aumentar el tamaño corporal, se asume que los organismos retrasan la edad de madurez sexual, mediante una tasa de crecimiento lenta, y de este modo, destinan mayor tiempo la energía consumida hacia el crecimiento corporal. En caso contrario, aceleran sus tasas de crecimiento, alcanzan una edad de reproducción más temprana que los anteriores, a expensas de un tamaño adulto menor. Esto es debido a que comienzan a destinar mas energía a la reproducción y no al crecimiento. En este segundo caso, el factor **depredacion** entra en juego, ya que es altamente probable que aumente la mortalidad debido a la depredación más alta asociada con la búsqueda de alimento más arriesgada, necesaria para lograr un crecimiento más rápido (Blanckenhorn, 2000). En anuros, la estrategia de alimentación “especialista” implica una estrategia de captura selectiva y un comportamiento depredador activo (Toft, 1981), al tiempo



de posicionar a estos anuros como potenciales presas de depredadores tipo “sit & wait” (Huey y Pianka, 1981). Por oposición las especies con dietas “generalistas”, utilizan estrategias de captura al acecho y por lo tanto, en vez de ser aposemáticos (con colores llamativos) serían miméticos (para confundirse con el entorno), lo que se vería reforzado porque sus potenciales depredadores serían animales con estrategias de captura activa (Huey y Pianka, 1981). Por lo tanto, aquellos anuros con estrategias de alimentación “especialista” verán incrementado su costo de viabilidad durante el desarrollo, ya que podrían experimentar presión selectiva por depredación. Para las larvas de anuros, se ha demostrado que los individuos pueden percibir y responder a cambios en el riesgo de predación (Kats *et al.*, 1988; Lawler, 1989), y que esos cambios pueden tener costos en términos de reducción de las tasas de crecimiento y desarrollo (Skelly 1992).

Diversos autores mencionan que la edad y el tamaño alcanzado en la metamorfosis influyen sobre la edad y el tamaño corporal que alcanzan los individuos al momento de la primera reproducción (Smith, 1987; Semlitsch y Wilbur, 1988; Berven, 1990; Scott, 1994). Por otro lado, se ha demostrado que el momento y tamaño en la metamorfosis se ve fuertemente influenciado por el tiempo de permanencia del agua (o **hidroperiodo**) (Semlitsch, 1987, Semlitsch y Wilbur, 1988), en tanto este se correlaciona con la profundidad, volumen y área media del cuerpo de agua, y presenta efectos indirectos importantes sobre la densidad larval y los recursos alimenticios (Pechtmann *et al.*, 1989). En habitats impredecibles, como los cuerpos de agua temporales, la desecación es posiblemente el factor ambiental más importante que afecta a la supervivencia larvaria, y la plasticidad en el desarrollo puede ser adaptativa en estos ambientes efímeros (Stearns y Koella, 1986; Newman; 1992). La plasticidad en el tiempo de desarrollo da como resultado una variación en el tamaño al momento de la metamorfosis (Wilbur y Collins, 1973, Werner, 1986; Newman, 1992), y esta diferencia de tamaño podría resultar en una diferencia de aptitud física en el hábitat terrestre (Taigen y Pough, 1985; Werner, 1986; Smith,



1987; Semlitsch y Wilbur, 1988; John-Alder y Morin, 1990; Goater *et al.*, 1993; Newman y Dunham, 1994).

La variación en el tamaño corporal puede darse también como respuesta a condiciones ambientales mediadas geográficamente (Schäuble, 2004; Stillwell, 2010). La relación entre gradientes ambientales y patrones de **variación geográfica** en el tamaño corporal ha sido estudiada por más de 150 años y se han propuesto varias reglas ecogeográficas (Rensch, 1938; Bergman, 1847; Mayr, 1956; James, 1970; Gaston *et al.*, 2008). Sin embargo, aún existen controversias sobre si los organismos endotérmicos y ectotérmicos siguen los mismos patrones (e.g., Ashton 2002). La ausencia de un único patrón en ectotermos sugiere que es necesario más de un único mecanismo para explicar la variación geográfica en el tamaño corporal (Terribile *et al.*, 2009). Entre los anuros, se han realizado varios estudios sobre las tendencias geográficas en la variación del tamaño corporal (Ashton 2002; Schäuble 2004; Laugen *et al.*, 2005; Olallala-Tárraga y Rodríguez 2007; Adam y Church 2008; Marangoni y Tejedo 2008; Marangoni *et al.*, 2008; Bidau *et al.*, 2011; Liao y Lu 2012; Gouveia *et al.*, 2013; Boaratti y Da Silva 2015; Liao *et al.*, 2015).

4.1.2 Dimorfismo sexual en el tamaño corporal (SSD)

El **dimorfismo sexual** en el tamaño corporal o SSD está muy extendido entre las especies de anuros. Diferencias en el tamaño entre machos y hembras, podrían producirse bajo la fuerza impulsora de la selección sexual o como resultado de diferencias en la ecología entre sexos. De acuerdo con la hipótesis de la selección sexual, el dimorfismo surge de la competencia por la pareja y se atribuye a la diferencia sexual en los roles reproductivos (Seglie *et al.*, 2010). Para los anuros, la dirección del SSD hacia uno u otro sexo ha sido ampliamente discutida y relacionada con tres procesos de selección: selección sexual tanto a través de competencia intrasexual macho-macho como elección intersexual de la hembra (Darwin, 1874; Woolbright, 1983; Andersson,



1994); selección natural cuando los sexos utilizan recursos o responden a condiciones ambientales de manera diferencial o las poblaciones experimentan diferentes ambientes (hipótesis de plasticidad diferencial; Katsikaros y Shine, 1997; Angilletta y Dunham, 2003; Hsu *et al.*, 2014; Laiolo *et al.*, 2013; Zhang y Lu, 2013); y, por último, selección de fertilidad, siendo que un tamaño corporal grande en las hembras confiere una ventaja reproductiva debido a la relación positiva entre volumen de la puesta, tamaño del huevo, y tamaño corporal (Crump, 1974; Han y Fu, 2013; Liao *et al.*, 2015). Esto último se produce debido a que las hembras asignan la mayor parte de su esfuerzo reproductivo a producir gametos, relativamente grandes y en menor cantidad y, como consecuencia, el tamaño de la misma tiene un efecto positivo y constante sobre su potencial esfuerzo reproductivo. Los machos, en cambio, asignan su esfuerzo reproductivo a la búsqueda de un gran número de parejas, a participar en actividades de competencia y de cortejo intra-machos. Por lo tanto, la intensidad de la presión selectiva sobre el tamaño del macho dependerá, principalmente, de la ventaja del tamaño ganado en la competencia intra-sexual.

Adicionalmente, el SSD puede ser también consecuencia de las diferencias en edad, tasa de crecimiento, y edad de madurez sexual entre sexos (Monnet y Cherry, 2002; Fairbairn, 1997; Feng *et al.*, 2015). Existe evidencia disponible que sugeriría que las hembras tardan más en alcanzar la madurez sexual que los machos (Clarke, 1996).

Para los ambientes del Bosque Atlántico y del Monocultivo Forestal varios factores como la disponibilidad de alimento, la depredación y el hidroperiodo pueden contribuir tanto a la variación en el tamaño del cuerpo en la metamorfosis, de los juveniles y/o de los adultos, y esto podría producirse de manera diferencial entre los ambientes. Se ha demostrado que la abundancia de coleópteros y formicidos en plantaciones de monocultivos forestales intermedias y maduras, como nuestros sitios de estudio, es más alta que la hallada en



el Bosque Atlántico de Misiones (Peyras *et al.*, 2013). Por otro lado, los cuerpos de agua del Bosque Atlántico y de los Monocultivos forestales, presentan diferencias muy marcadas en su régimen hídrico (Cristiano *et al.*, 2015). Durante este estudio, se pudo cuantificar y comparar la variable hidroperiodo para ambos ambientes y los resultados demostraron diferencias significativas entre los mismos, siendo esta variable 2.6 órdenes de magnitud mayor para el Bosque Atlántico (Cap 3, Tabla X). Por último, es conocido que los principales predadores de anuros postmetamorficos y adultos son ofidios, aves y pequeños mamíferos, además de otros anuros (Toledo *et al.*, 2006). Diversos trabajos han demostrado que la riqueza y abundancia de estos grupos de vertebrados se ven disminuidas en ambientes con perturbación antrópica (para aves vease Christian *et al.*, 1998; Gjerde y Saetersdal, 1997; Twedt *et al.*, 1999; ofidios vease Mott *et al.*, 2010, Gardner *et al.*, 2007, y mamíferos vease Faria, 2006; Gallina *et al.*, 1996; Pardini *et al.*, 2005), pudiendo esto significar una disminución en los costos de viabilidad por depredación para individuos con dietas especialistas, crecimiento rápido o agilidad reducida.

4.1.3 Hipótesis y objetivos

En base a lo previamente descrito, la hipótesis propuesta para este trabajo plantea que en los ambientes del BA y el MF, las distintas fuentes causales responsables de la variabilidad en el tamaño corporal de los anuros adultos, afectan de manera diferencial a los individuos habitando uno u otro ambiente. Por lo tanto, los objetivos específicos de este capítulo son:

- ✓ Describir la variación del tamaño adulto de la comunidad que habita el Bosque Atlántico y el Monocultivo Forestal.



- ✓ Evaluar la existencia de dimorfismo sexual en el tamaño (SSD) para las especies de ambas comunidades.
- ✓ Analizar las posibles fuentes causales de la variación entre ambos ambientes en el tamaño corporal adulto, que permita diferenciar, y en todo caso atribuir, efectos de la modificación de los ambientes naturales, de las variaciones intrínsecas de las especies.

4.2 METODOLOGÍA

4.2.1 Muestreo de anuros

En el Capítulo II inciso 2.2.1.1 *Trampas de caída* se describe con detalle la metodología aplicada para la captura, identificación y sexado de los individuos.

4.2.2 Medidas morfométricas

En este caso, las medidas morfométricas que se utilizaron fueron: longitud total del cuerpo, desde la punta del hocico hasta la cloaca (LHC); ancho máximo de la cabeza (AC), medido por detrás de los ojos; longitud tibio-fibula (TF), (Fig. 46). El peso se tomó mediante una balanza portátil OHAUS de 1 kg con una precisión de ± 0.1 gr. Las medidas morfométricas se tomaron mediante un calibre digital con precisión ± 0.01 mm. En todos los casos, las mediciones fueron realizadas por un único observador. ANEXO I.



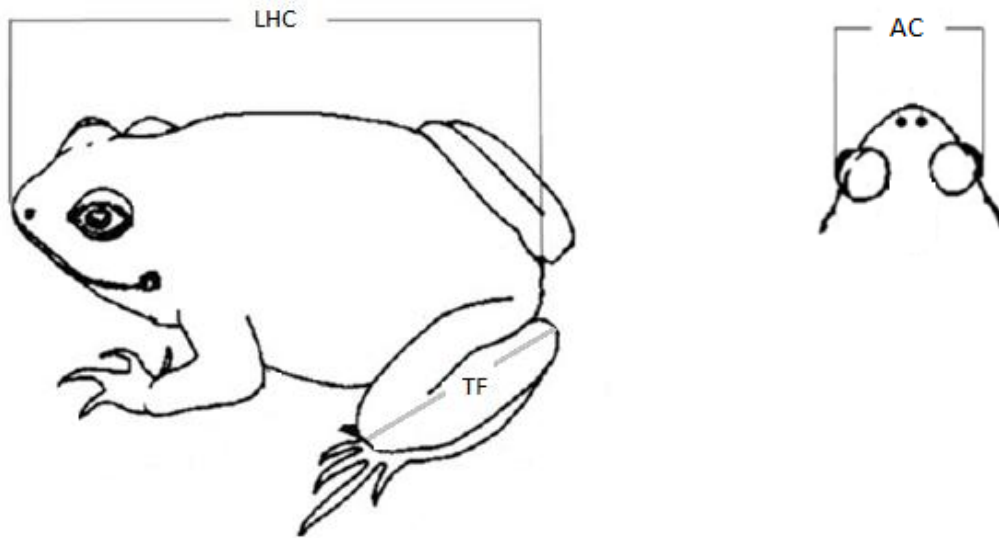


Figura 46. Medidas morfológicas registradas. LHC: Longitud total del cuerpo. TF: Longitud tibio-fibula. AC: Ancho máximo de la cabeza.

4.2.3 Análisis de datos

Para el análisis comparativo de las características morfológicas entre el BA y el MF solo se consideraron aquellas especies colectadas en ambos ambientes, a lo largo de todo el periodo de estudio, y sólo se utilizaron individuos adultos. Las especies son: *Elachistocleis bicolor*, *Physalaemus cuvieri*, *Odontophrynus americanus*, *Leptodactylus mystacinus* y *L. elenae* (vease Capítulo III Tabla V, Fig. 37). *L. latrans* a pesar de ser una especie compartida entre ambos ambientes fue excluida de los análisis estadísticos por el bajo número de individuos capturados y por ser todos ellos juveniles (Anexo I).

Durante el análisis de datos se procedió a la transformación logarítmica de todas las variables, en orden de alcanzar la normalidad y homogeneidad de la varianza. Se realizaron análisis multi y uni variados de la varianza (MANOVAs y ANOVAs) para testear las diferencias en el tamaño corporal, longitud tibia-fibula, ancho de la cabeza y peso corporal entre sexos, entre ambientes (BA y MF) y entre especies dentro de ambientes. Las medias fueron comparadas utilizando *a posteriori* el test de Scheffé para comparaciones multiples, a



un nivel de significancia de 0.05. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el Modulo GLM del programa estadístico STATISTICA 8.0 (StatSoft, Inc. 2007).

4.3 RESULTADOS

En el Anexo I se muestra la estadística descriptiva de las variables morfológicas de los 545 individuos, pertenecientes a las 10 especies, capturados mediante las trampas de caída en ambos ambientes, durante los 24 meses consecutivos de muestreo (agosto 2012 - agosto 2014). Para los análisis estadísticos se utilizaron un total de 470 individuos adultos en (BA = 294 / MF = 176), pertenecientes a cinco especies compartidas entre ambos ambientes. Estas presentaron similar proporción de machos y hembras, con excepción de *Leptodactylus elenae* para la cual sólo se colectaron ejemplares hembras.

4.3.1 Descripción del patrón de variación del tamaño corporal

La longitud total del cuerpo, la longitud de la tibio-fibula, el ancho de la cabeza y el peso fueron analizadas conjuntamente mediante un MANOVA, el cual no mostró efectos significativos del factor ‘ambiente’ (BA y MF). Los resultados mostraron variación significativa de las especies dentro de un mismo ambiente (factor “especie anidado dentro ambiente”), así como en la interacción de “especies x ambiente” (Tabla XIII).

<i>Fuente</i>	<i>λ de Wilks</i>	<i>F</i>	<i>gl</i>	<i>P</i>
Ambiente	0.9885	1.29	4	0.2730
Especie (ambiente)	0.0670	55.40	32	< 0.0001
Especies x ambiente	0.8243	4.36	20	<0.0001

Tabla XIII. Resultados del MANOVA realizado sobre las cuatro variables morfológicas: longitud total del cuerpo, longitud tibio-fíbula, ancho de la cabeza y peso corporal.



Los ANOVAs univariantes (Tabla XIV) mostraron un efecto del ambiente sólo para la variable peso corporal. Cuando se analizan las diferencias entre especies en cada uno de los ambientes (factor: “especie anidado dentro de ambiente”), se observan diferencias significativas en todas las variables morfológicas analizadas. La interacción del factor “especie x ambiente” fue significativo para la variable longitud total del cuerpo, el peso corporal y la longitud tibio-fíbula (Tabla XIV).

	<i>Fuente</i>	<i>gl</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Longitud total del cuerpo	Ambiente	1	1.13	0.287
	Especie (ambiente)	8	167.87	<0.0001
	Especies x ambiente	5	13.3	<0.0001
	Error	448		

	<i>Fuente</i>	<i>gl</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Peso	Ambiente	1	4.280	0.039
	Especie (ambiente)	8	120.192	<0.0001
	Especies x ambiente	5	9.054	<0.0001
	Error	447		

	<i>Fuente</i>	<i>gl</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Long. Tibio-fíbula	Ambiente	1	0.2	0.664
	Especie (ambiente)	8	146.2	<0.0001
	Especies x ambiente	5	2.9	0.014
	Error	448		

	<i>Fuente</i>	<i>gl</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Ancho de la cabeza	Ambiente	1	0.03	0.865
	Especie (ambiente)	8	71.81	<0.0001
	Especies x ambiente	5	0.51	0.771
	Error	448		

Tabla XIV. Resultados de ANOVAs univariantes para las variables longitud total del cuerpo, peso, longitud tibio-fíbula y ancho de la cabeza, para las cinco especies analizadas.



El test *a posteriori* de Scheffé reveló que la especie *Odontophrynus americanus* presento diferencias significativas para la longitud total del cuerpo (test de Scheffé $P<0.0001$) y el peso (test Scheffé de $P<0.01$), siendo los individuos habitando en el Monocultivo Forestal los que presentaron mayor tamaño para todas las variables estudiadas (Fig. 47). Los gráficos de las cuatro variables morfológicas consideradas, muestran que la variabilidad entre las especies sigue un patron similar, independientemente del ambiente (Fig. 47).

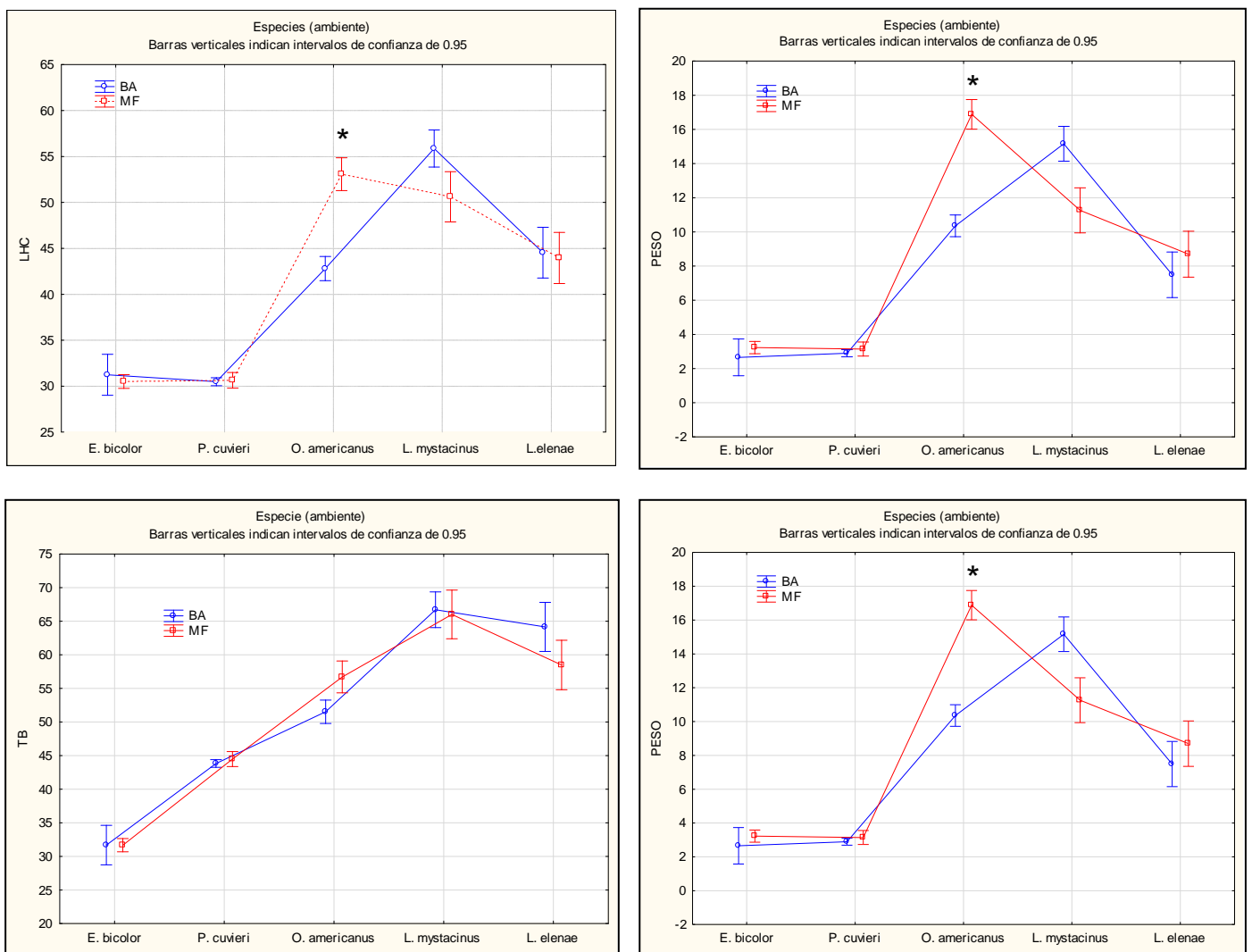


Figura 47. Variación de la longitud total, peso del cuerpo, longitud tibio-fibula y ancho de la cabeza entre especies dentro de cada ambiente (BA y MF). * test de Scheffé: $P<0.0001$.



4.3.2 Descripción del patrón de variación del dimorfismo sexual (SSD)

Las cuatro variables morfológicas fueron analizadas conjuntamente con un MANOVA, el cual mostró efectos significativos de los factores “sexo”, es decir diferencias entre sexos independientemente de la especie, y “sexo anidado dentro de especie”, lo cual indica diferencias entre machos y hembras dentro de cada especie. También hubo un efecto de la interacción “ambiente x sexo” (Tabla XV).

<i>Fuente</i>	λ de Wilks	<i>F</i>	<i>gl</i>	<i>P</i>
Sexo	0.9386	7.26	4	< 0.0001
Sexo (especie)	0.9346	1.87	16	0.019
Sexo (especie) x ambiente	0.9625	1.05	16	0.397
Ambiente x sexo	0.9750	2.85	4	0.0236

Tabla XV. Resultados del MANOVA realizado sobre las cuatro variables morfológicas: longitud total del cuerpo, longitud tibio-fíbula, ancho de la cabeza y peso corporal.

Los ANOVAs univariantes (Tabla XVI) mostraron que todos los factores analizados tuvieron efecto significativo para las variables longitud total y peso del cuerpo. También se observó un efecto del factor “ambiente x sexo” para la longitud tibio-fíbula.

El test *a posteriori* de Scheffé del factor “sexo anidado dentro de especies”, reveló que existieron diferencias significativas entre machos y hembras en la especie *Elachistocleis bicolor* para la longitud total del cuerpo y el peso (ambos test de Scheffé $P < 0.0001$) (Fig. 48).

Longitud total del cuerpo	<i>Fuente</i>	<i>gl</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
	Sexo	1	21.79	<0.0001
	Sexo (especie)	4	5.1	0.001
	Sexo (especie) x ambiente	4	2.5	0.043
	Ambiente x sexo	1	9.37	<0.01
	Error	442		

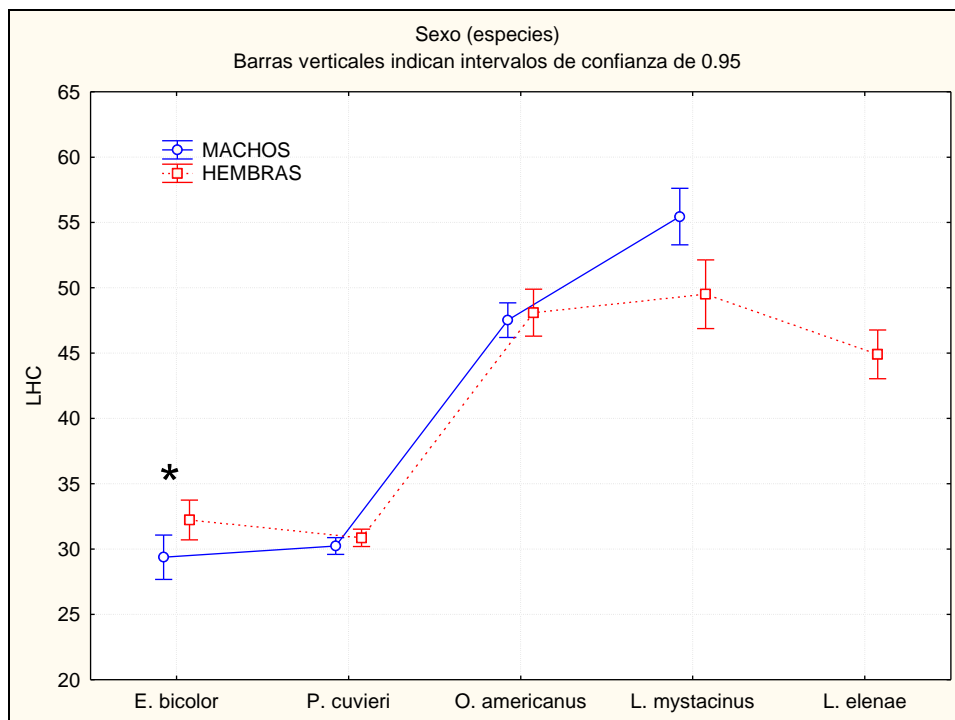


	<i>Fuente</i>	<i>gl</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Peso	Sexo	1	18.776	<0.0001
	Sexo (especie)	4	4.281	0.002
	Sexo (especie) x ambiente	4	2.443	0.046
	Ambiente x sexo	1	9.115	<0.01
	Error	441		

	<i>Fuente</i>	<i>gl</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Longitud tibio-fíbula	Sexo	1	3.0	0.085
	Sexo (especie)	4	1.2	0.295
	Sexo (especie) x ambiente	4	1.8	0.131
	Ambiente x sexo	1	5.4	0.021
	Error	442		

	<i>Fuente</i>	<i>gl</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Ancho de la cabeza	Sexo	1	0.04	0.851
	Sexo (especie)	4	0.71	0.583
	Sexo (especie) x ambiente	4	1.86	0.117
	Ambiente x sexo	1	0.09	0.766
	Error	442		

Tabla XVI. Resultados de ANOVAs univariantes para las variables longitud total del cuerpo, peso, longitud tibio-fíbula y ancho de la cabeza, para las cinco especies analizadas.



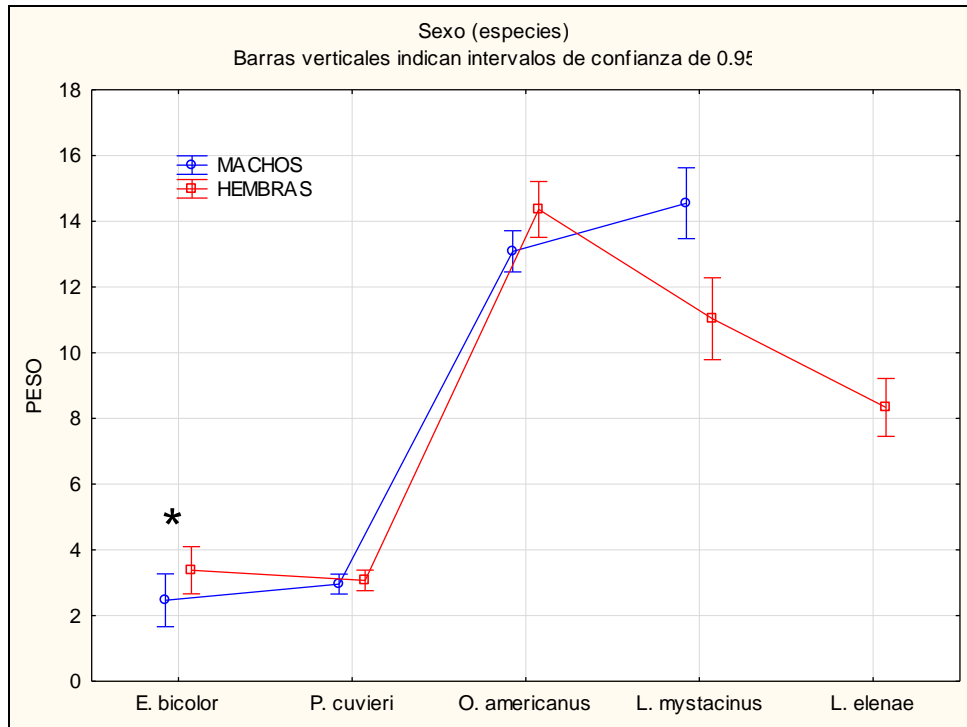


Figura 48. Variación de la longitud total y peso del cuerpo entre sexos dentro de cada especie. * test de Scheffé: $P < 0.0001$.

El test *a posteriori* de Scheffé sobre el factor “sexo (especie) x ambiente”, reveló que el dimorfismo sexual observado para *Elachistocleis bicolor* sólo era significativo en el ambiente de Monocultivo Forestal para la variable LHC (test de Scheffé $P < 0.001$) (Fig. 49). Por otro lado, el test *a posteriori* de Scheffé también demostró que la interacción de “sexo (especie) x ambiente” se dio en la especie *Odontophrynus americanus*, para la cual las hembras habitando el BA son mas chicas que los machos (tanto en LHC como en peso), siendo la situacion inversa en el MF, donde las hembras son mas grandes.



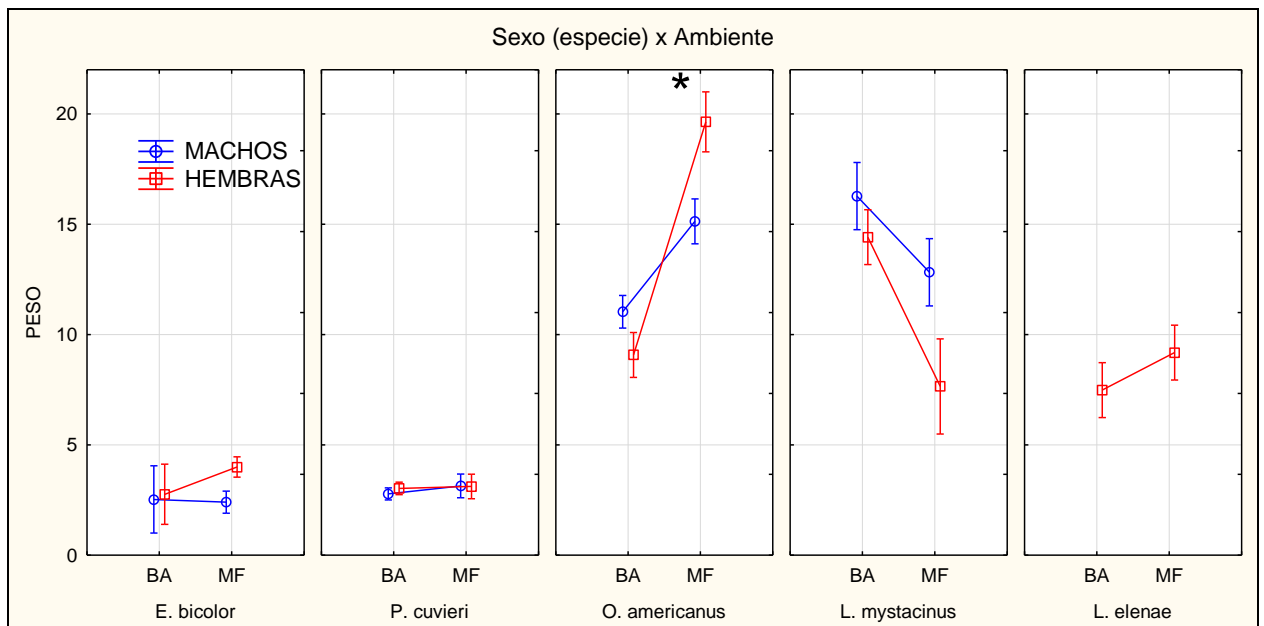
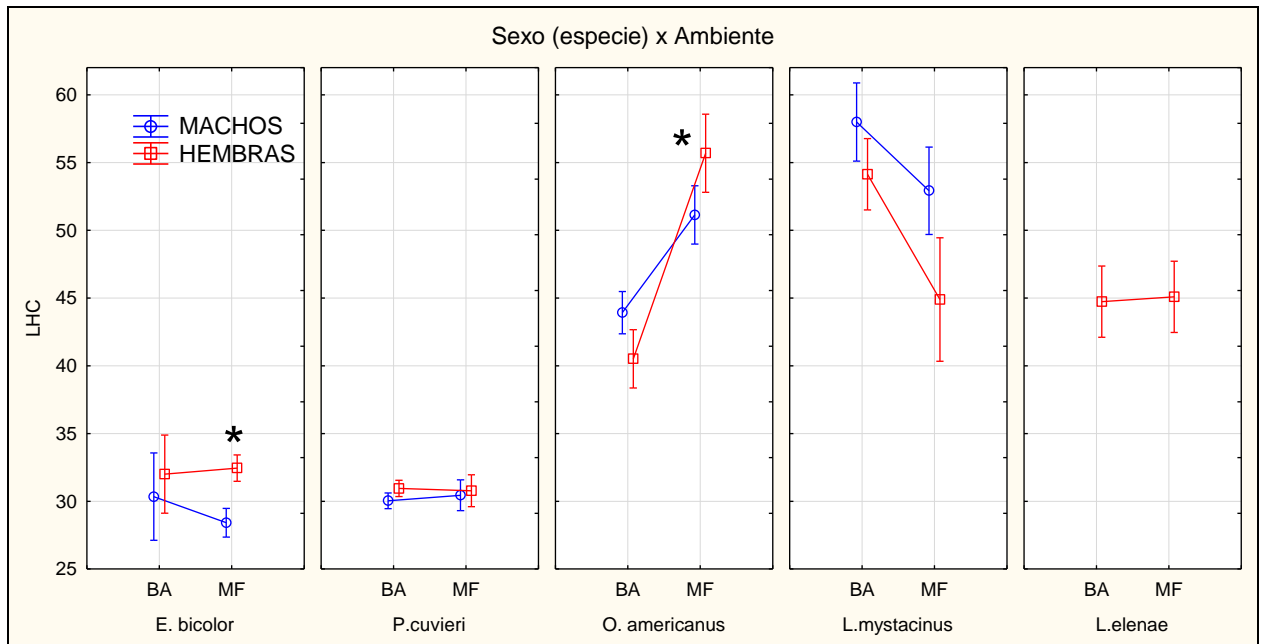


Figura 49. Variación de la interacción de sexo dentro de especie por ambiente. * test de Scheffé: $P < 0.0001$.



4.4 DISCUSION

Siendo el objetivo de este capítulo el análisis comparativo de los tamaños corporales entre la comunidad de anuros del Bosque Atlántico y los Monocultivos forestales del norte de Misiones, tanto a nivel inter como intra- específicos, a continuación se discutirán los resultados obtenidos.

La hipótesis propuesta para este trabajo planteaba que en los ambientes del BA y el MF, las distintas fuentes causales responsables de la variabilidad en el tamaño corporal de los anuros adultos, afectan de manera diferencial a los individuos habitando uno u otro ambiente. Sin embargo, de acuerdo a los resultados aquí expuestos no existieron diferencias, salvo en el peso, entre los individuos de un ambiente u otro. *O. americanus* fue la única especie que se diferenció entre ambientes, tanto para el LHC como para el peso, siendo que los individuos experimentaron un aumento de su tamaño en el ambiente de MF. Los machos aumentaron aproximadamente un 10% de su tamaño corporal, mientras que las hembras lo hicieron un 35% (Anexo II, Tabla I). Aunque no se observó SSD para la especie en ninguno de los dos ambientes, los machos fueron mayores que las hembras en el BA, mientras que en el MF se dio una relación inversa. Nuestros resultados mostraron que las hembras de *O. americanus* se ven significativamente favorecidas en el MF, considerando todas las variables morfológicas, a partir de la interacción de esta especie con el ambiente.

Una de las posibles fuentes causales de esta variabilidad corporal, podría relacionarse a la disponibilidad de alimento. Existen algunas breves referencias descriptivas acerca de la dieta de *Odontophrynus americanus*, en las que se señala que la misma está casi exclusivamente compuesta de insectos adultos, larvas de mariposas e isópodos, aunque también incluyen escorpiones, caracoles terrestres y lombrices (Gallardo, 1963; Barrio, 1964; Achaval y Olmos, 2007; Peltzer *et al.*,



2010; Cossoovich *et al.*, 2011). Achaval Coppes (2011) analizó en detalle la dieta de los individuos adultos de esta especie y observó que la dieta estaba compuesta por invertebrados y restos de plantas, aunque estos últimos con muy baja frecuencia. Dentro de los invertebrados, las presas del orden Coleoptera se encontraron en más del 50% de los estómagos analizados por el autor. Por otro lado, Peyras *et al.* (2013) observaron que la abundancia y riqueza de especies de la familia Scarabaeidae (orden Coleoptera) era mayor en plantaciones de monocultivo forestal en relación al Bosque Atlántico de Misiones. Estos autores registraron mayor abundancia de Scaraberidos en plantaciones maduras, mayores a 10 años de antigüedad, análogas a nuestros sitios de estudio. Nichols *et al.* (2007), obtuvo similares resultados en su revisión y meta análisis sobre la respuesta de los Scarabeidos a la modificación del hábitat en los bosques tropicales. Por lo tanto, la especie *Odontophrynus americanus* habitando los Monocultivos pudo verse favorecida en su tamaño, debido a aumento en la abundancia de Coleopteros scarabeidos en este ambiente, siendo estos componentes principales en su dieta.

Por otro lado, otra fuente causal de la variabilidad del tamaño corporal, como la predación, podría estar afectando a *O. americanus* durante el estadio larval. Indemaur *et al.* (2010) menciona que en cuerpos de agua con una baja densidad larval y bajo riesgo de predación, las larvas se metamorfosean con mayor tamaño corporal que aquellas de cuerpos de agua con alta densidad y alto riesgo de predación. Es conocido que los principales predadores de las larvas de anuros son peces y bellostomatidos (Orden: Hemiptera) (Eterovick y Sazima, 2000; Prado *et al.*, 2005; Peltzer y Lajmanovich, 2004) y, si bien no hay datos publicados sobre la presencia de estos en los cuerpos de agua temporarios de las plantaciones de Misiones, en nuestra experiencia en el campo y durante los dos años de estudio, no se registraron estos organismos en las charcas del MF. Por lo tanto, la menor presión selectiva por predación sobre las larvas del Monocultivo Forestal pudo propiciar un aumento del tamaño corporal de las mismas



al momento de la metamorfosis.

La variabilidad en el mayor tamaño de las hembras en el MF podría responder a una diferenciación del nicho trófico entre individuos de ambos sexos (Brown y Lasiewski 1972, Schoener 1974). Achaval Coppes (2011) observó la existencia de una variación intersexual significativa en la dieta de los adultos de *O. americanus*. Tanto machos como hembras presentan una amplitud de nicho similar, sin embargo entre sexos las dietas son distintas, por lo menos a nivel de Familia, en la identidad de las presas. Para las hembras de *O. americanus* las larvas de Lepidoptera y Scarabeidae fueron las presas más importantes, mientras que para los machos se observó el consumo de Gastropoda, Lycosidae e Isopoda. Por lo cual, la disponibilidad de alimento para las hembras de *O. americanus* se ve favorecida en el ambiente del MF, debido a la alta abundancia que presenta la familia Scarabeidae en este ambiente.

Adicionalmente no existen evidencias que los machos de *O. americanus* experimenten combate activo por las hembras (Achaval Coppes, 2011), lo que podría sugerir que para los machos caracteres morfológicos, como el tamaño corporal, no sufrirían una selección positiva por parte de las hembras.

En cuanto a la variación del dimorfismo sexual, solo la especie *Elachistocleis bicolor* presentó SSD. Las hembras de esta especie presentaron un incremento del tamaño para todas las variables analizadas, y esto se observó solo en el ambiente del Monocultivo forestal.

En general, los anuros muestran dimorfismo sexual para el tamaño corporal (SSD) sesgado hacia las hembras con una amplia variabilidad entre las especies. La evolución del SSD está potencialmente influenciada por una serie de factores, como la territorialidad, la fecundidad y los patrones de reproducción temporal



(explosivos vs. prolongados). Nali *et al.* (2014), examinaron cómo los mecanismos selectivos dependientes del tamaño afectan diferencialmente a machos y hembras de anuros. Observaron que el tamaño de las hembras fue lo que mejor explicó la variación SSD en todas las clases de tamaño, pero especialmente para especies de cuerpo pequeño. Además encontraron una asociación evolutiva fuerte entre el tamaño corporal de la hembra y la fecundidad, y esta ventaja de fecundidad fue mayor en especies con reproducción explosiva (Nali *et al.*, 2014). Por lo tanto, nuestros resultados son coincidentes con los autores, en cuanto que *E. bicolor* se caracteriza por un cuerpo de tamaño pequeño y por un patrón de reproducción explosiva (Maneyro y Carreira, 2012; Elgue y Maneyro (2017). Por otro lado, Elgue y Maneyro (2017) también observaron dimorfismo sexual en el tamaño corporal sesgado hacia las hembras, en poblaciones de *E. bicolor* de Uruguay.

Por último, aunque la diferencia en el tamaño corporal de machos y hembras a menudo se interpreta como una consecuencia de la diferente tasa de crecimiento entre sexos, puede haber otras causas ecológicas que lo explican. Wells (2007) propone que tal diferencia podría deberse a una predación diferencial, ya que los machos adultos están más expuestos durante los eventos reproductivos. Elgue y Maneyro (2017) observaron que el tamaño de la hembra excede el tamaño masculino también en ejemplares juveniles de *E. biclor*, apoyando la idea de causas intrínsecas del dimorfismo sexual, tales como tasas de crecimiento divergentes entre sexos o madurez sexual tardía en las hembras. Por lo tanto, si bien nuestros resultados sobre la existencia de SSD solo se observaron en el ambiente de Monocultivo Forestal, esto pudo estar relacionado con el tamaño de la muestra. Es posible que la diferencia observada para el SSD se dé en ambos ambientes, y nuestros resultados no sean capaces de reflejarlo debido al bajo tamaño de la muestra de individuos de esta especie colectados para el Bosque Atlántico de Misiones.

Si bien en este estudio, nuestro enfoque fue observacional



proporcionando evidencia correlativa y no causal (como en el enfoque experimental), y a pesar de esta limitación para la inferencia, consideramos significativo este aporte. Siendo una primera aproximación al conocimiento de cómo los anuros responden a los distintos factores afectando su tamaño corporal adulto en las plantaciones de Monocultivo Forestal.



4.5 LITERATURA CITADA

- Achaval, F. y Olmos, A. 2007. Anfibios y Reptiles del Uruguay. Zonalibro. Montevideo.
- Achaval Coppes, F. 2011. Análisis cualitativo y cuantitativo de la dieta de *Odontophrynus americanus* (Anura: Cycloramphidae) en una población del centro-sur del departamento de Tacuarembó (Uruguay). Tesina de grado. Facultad de Ciencias Universidad de la República Montevideo – Uruguay.
- Adams, D. C. y Church, J. O. 2008. Amphibians do not follow Bergmann's rule. *Evolution*, 62: 413–420
- Andersson, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Angilletta, M. J. y Dunham, A. E. 2003. The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *Am. Nat.*, 162: 332–342.
- Ashton, K. G. 2002. Do amphibians follow Bergmann's rule? *Canadian Journal of Zoology*, 80: 708–16.
- Barrio, A. 1964. Caracteres eto-ecológicos diferenciales entre *Odontophrynus americanus* y *O. occidentalis* (Anura, Leptodactylidae). *Physis*, 24: 385-390.
- Bergmann, C. 1847. Über die verhältnisse der wärmeökonomie der thiere zu ihrer grösse. *Göttinger Stud*, 3: 595–708
- Berven, K. A. 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages in the wood frog (*Rana sylvatica*). *Ecology*, 71: 1599-1608.
- Bidau, C. J.; Martí, D. A. y Baldo, D. 2011. Inter- and intraspecific geographic variation of body size in South American redbelly toads of the genus *Melanophryniscus*. *Journal of Herpetology*, 45: 66–74.
- Blanckenhorn, W. U. 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small? 2000. *Chicago Journals. The Quarterly Review of Biology*, Vol. 75, N° 4. pp. 385-407.
- Boaratti, A. Z. y Da Silva F. R. 2015. Relationships between environmental gradients and geographic variation in the intraspecific body size of three



- species of frogs (Anura). *Austral Ecology*, 40: 869–76.
- Brasileiro, C. A.; Martins, M. y Sazima, I. 2010. Feeding ecology of *Thoropa taophora* (Anura: Cycloramphidae) on a rocky seashore in southeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 5: 181-188.
- Brown, H. J. y Lasiewski, R. C. 1972. Metabolism of weasels: the cost of being long and thin. *Ecology*, 53: 934-943.
- Calder, W. A. 1984. *Size, Function and Life History*. Boston, Harvard University Press
- Caldwell, J. P. 1996. The evolution of myrmecophagy and its correlates in poison frogs (Family Dendrobatidae). *Journal of Zoology*, 240: 75– 101.
- Camargo, A.; Naya, D. E.; Canavero, A.; da Rosa, I. y Maneyro, R. 2005. Seasonal activity and the body size–fecundity relationship in a population of *Physalaemus gracilis* (Boulenger, 1883) (Anura: Leptodactylidae) from Uruguay. *Ann. Zool. Fenn.*, 42: 513–521.
- Christian, D. P.; Hoffman, W.; Hanowski, J. M.; Niemi, G. J. y Beyea, J. 1998. Bird and mammal diversity on woody biomass plantation in North America. *Biomass Bioenergy*, 14: 395– 402.
- Clarke, B. T. 1996. Small size in amphibians-its ecological and evolutionary implications. *Symposium Zoological Soc. Lond.*, 69: 201-224.
- Cossovich, S.; Aun, L. y Martori, R. 2011. Análisis trófico de la herpetofauna de la localidad de Alto Alegre (Depto. Unión, Córdoba, Argentina). *Cuadernos de Herpetología*, 25: 11-19.
- Cristiano, P., Campanello, P. I., Bucci, S. J., Rodriguez, S. A., Lezcano, O. A., Scholze, F. G., Madanes, N., Di Francescantonio, D., Oliva Carrasco, L., Zhang, Y. y Goldstein, G. 2015. *Agricultural and Forest Meteorology*, 203: 96–106.
- Crump, M. L. 1974. *Reproductive strategies in a tropical community*. Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History, University of Kansas, 61:1–68.
- Darwin, C. R. 1874. *The descent of man, and selection in relation to sex*. 2nd ed. Appleton, New York.
- Duellman, W. E. y Lizana, M. 1994. Biology of a sit-and-wait predator, the



- Leptodactylid frog *Ceratophrys cornuta*. *Herpetología*, 50: 51-64.
- Duellman, W. E. y Trueb, L. 1986. *Biology of Amphibians*. Mc Graw Hill. Book Cu., 670 pp.
- Elgue, E. y Maneyro, R. 2017. Reproductive biology in a Uruguayan population of *Elachistocleis bicolor* (Anura, Microhylidae). *Cuadernos de herpetología*, 31 (1): 00-00.
- Esteban, M y Sanchiz, B. 2000. Differential growth and longevity in low and high altitude *Rana iberica* (Anura, Ranidea). *Herpetological Journal*, 10: 19-26.
- Eterovick, P. C. y Sazima, I. 2000. Structure of an anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of seasonality, habitat, and predation. *Amphibia-Reptilia*. 21: 439-461.
- Fairbairn, D. J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 659–687.
- Faria, D. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic forest, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 21(4):1–12
- Feng, X.; Chen, W.; Hu, J. y Jiang, J. 2015. Variation and Sexual Dimorphism of Body Size in the Plateau Brown Frog along an Altitudinal Gradient. *Asian Herpetology Research*, 6 (4): 291 – 297.
- Gallardo, J. M. 1963. Observaciones biológicas sobre *Odontophrynus americanus* (D. et B.) 1841. *Ciencia e Investigación*, 19: 177-186.
- Gallina, S., Mandujano, S. y González-Romero, A. 1996. Conservation of mammalian biodiversity in coffee plantations of central Veracruz, Mexico. *Agroforestry Systems*, 2: 11-17.
- Gardner, T. A., Barlow, J. y Peres, C. A. 2007. Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: the importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation*, 138: 166-179.
- Gaston, K. J.; Chown, S. L. y Evans, K. L. 2008. Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *Journal of Biogeography*, 35: 483–500.
- Giaretta, A. A.; Araújo, M. S.; Medeiros, H. F. y Facure, K. G. 1998. Food habits and ontogenetic diet shifts of the litter dwelling frog



- Proceratophrys boiei* (Wied). Revista Brasileira de Zoologia, 15: 385- 388.
- Gjerde, I. y Saetersdal, M. 1997. Effects on avian diversity of introducing spruce *Picea* spp. Plantation in the native pine *Pinus sylvestris* forests of Western Norway. *Biology Conservation*, 79: 241–250.
- Goater, C.P.; Semlitsch, R.D. y Bernasconi, M.V. 1993. Effects of body size and parasite infection on the locomotory performance of juvenile toads, *Bufo bufo*. *Oikos*, 66: 129–136.
- Gouveia, S. F.; Dobrovolski R. y Lemes P. 2013. Environmental steepness, tolerance gradient, and ecogeographical rules in glassfrogs (Anura: Centrolenidae). *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 108, 773–83.
- Halliday, T. R. y Verrell, P. 1988. Body size and age in amphibians and reptiles. *Journal of Herpetology*, 22: 253-265.
- Han, X. y Fu J. 2013. Does life history shape sexual size dimorphism in anurans? A comparative analysis. *BioMed Central Evolutionary Biology*, 13: 27–38.
- Hodgkison, S. y Hero, J. M. 2003. Seasonal, sexual and ontogenetic variations in the diet of the `declining` frogs *Litoria nannotis*, *Litoria rheocola* and *Nyctimystes dayi*. *Wildlife Research*, 30: 345- 359.
- Howard, R. D. 1978. The evolution of mating strategies in bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Evolution*, 32: 850-871.
- Hsu, F. H.; Hsieh, Y. S.; Wu S. H. y Kam, Y. 2014. Altitudinal variation in body size and age structure of the Sauter's frog *Rana sauteri* in Taiwan. *Zoological Studies*, 53: 62.
- Huey, R. B. y Pianka, E. R. 1981. Ecological consequences of the foraging mode. *Ecology*, 62: 991- 999.
- Indermaur, L.; Schmidt, B.R.; Tockner, K. y Schaub, M. 2010. Spatial variation in abiotic and biotic factors in a floodplain determine anuran body size and growth rate at metamorphosis. *Oecologia*, 163: 637-649.
- James F. C. 1970. Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology*, 51: 365–90.
- John-Alder, H. B. y Morin, P. J. 1990. Effects of larval density on jumping ability and stamina in newly metamorphosed *Bufo woodhousei fowleri*.



- Copeia, 856–860.
- Kats, L. B.; Petranks, J. W. y Sih A. 1988. Antipredator defenses and the persistence of amphibian larvae with fishes. *Ecology*, 69: 1865-1870.
- Katsikaros, K. y Shine, R. 1997. Sexual dimorphism in the tusked frog, *Adelotus brevis* (Anura: Myobatrachidae): the roles of natural and sexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60: 39–51.
- Labanick, G. M. 1976. Prey availability, consumption and selection in the cricket frog, *Acris crepitans* (Amphibia, Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology*, 10: 293-298.
- Laiolo, P.; Illera, J. C. y Obeso R. J. 2013. Local climate determines intra- and interspecific variation in sexual size dimorphism in mountain grasshopper communities. *Journal of Evolutionary Biology*, 26: 2171-83.
- Laugen, A. T.; Laurila A. y Jonsson K. I. 2005. Do common frogs (*Rana temporaria*) follow Bergmann's rule? *Evolutionary Ecology Research*, 7: 717–31.
- Lawler, S. P. 1989. Behavioural responses to predators and predation risk in four species of larval anurans. *Animal Behaviour*, 38: 1039–47.
- Liao, W. B. y Lu, X. 2012. Adult body size = f (initial size + growth rate × age): explaining the proximate cause of Bergmann's cline in a toad along altitudinal gradients. *Evolutionary Ecology*, 26: 579–90.
- Liao, W. B.; Liu, W. C. y Merilä, J. 2015. Andrew meets Rensch: sexual size dimorphism and the inverse of Rensch's rule in Andrew's toad (*Bufo andrewsi*). *Oecologia*, 177: 389–99.
- Maneyro, R.; Naya, D. E.; da Rosa, I.; Canavero, A. y Camargo, A. 2004. Diet of the South American frog *Leptodactylus ocellatus* (Anura, Leptodactylidae) in Uruguay. *Iheringia Zool*, 94: 57–61.
- Maneyro, R. y Carreira, S. 2012. Guía de Anfibios del Uruguay. Ediciones de la Fuga. Montevideo. 207 pp.
- Marangoni, F. y Tejedo, M. 2008. Variation in body size and metamorphic traits of Iberian spadefoot toads over a short geographic distance. *J Zool Lond*, 275: 97–105.



- Marangoni, F.; Tejedo, M. y Gomez-Mestre, I. 2008. Extreme reduction in body size and reproductive output associated with sandy substrates in two anuran species. *Amphibia-Reptilia*, 29: 541–553.
- Mayr, E. 1956. Geographical character gradients and climatic adaptation. *Evolution*, 10: 105–8.
- Monnet, J. M. y Cherry, M. I. 2002. Sexual size dimorphism in anurans. *Proceedings of the Royal Society*, 269: 2301–07.
- Mott, B.; Alford, R. A. y Schwarzkopf, L. 2010. Tropical reptiles in pine forests: assemblage responses to plantations and plantation management by burning. *Forest Ecology and Management*, 259: 916–925.
- Nali, R. C.; Zamudio, K. R.; Haddad, C. F. y Prado, C. P. 2014. Size-dependent selective mechanisms on males and females and the evolution of sexual size dimorphism in frogs. *The American Naturalist*, 184: 727–740.
- Newman, R. A. 1992. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. *Bioscience*, 42: 671–678.
- Newman, R. A. y Dunham, A. E. 1994. Size at metamorphosis and water loss in a desert anuran (*Scaphiopus couchii*). *Copeia*, 372–381.
- Nichols, E.; Larsen, T.; Spector, S.; Davis, A. L.; Escobar, F.; Favila, M. y Vulinec, K. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biology Conservation*, 137: 1–19.
- Olalla-Tárraga, M. Á. y Rodríguez M. Á. 2007. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 606–17.
- Pardini, R.; Souza, S. M.; Braga-Neto, R. y Metzger, J. P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biology Conservation*, 124: 253–266.
- Pechmann, J. H. K.; Scott, D. E.; Gibbons, J. W. y Semlitsch, R. D. 1989. Influence of wetland hydroperiod on diversity and abundance of metamorphosing juvenile amphibians. *Wetlands Ecol Manage*, 1:3–11.
- Peltzer, P. M.; Attademo, A. M.; Lajmanovich, R. C.; Junges, C. M.; Beltzer, A.



- H. y Sanchez, L. C. 2010. Trophic dynamics of three sympatric anuran species in a soybean agroecosystem from Santa Fe Province, Argentina. *Herpetological Journal*, 20: 261-269.
- Peltzer, P. M. y Lajmanovich, R. C. 2004. Anuran tadpole assemblages in riparian areas of Parana river (Argentina), *Biodiversity Conservation*, 13: 1833–1842.
- Prado, C. P. A., Uetanabaro, M. y Hadad, C. F. B. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brasil. *Amphibia-Reptilia*. 26, no prelo.
- Prado, C. P. A., Uetanabaro, M. y Lopes, F. S., 2000. Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *L. podicipinus* in the pantanal, Brazil. *J. Herpetol.*, 34: 135-139.
- Peyras, M., Vespa, N. I., Bellocq, M. I. y Zurita, G. A. 2013. Quantifying edge effects: the role of habitat contrast and species specialization. *J Insect Conserv* DOI 10.1007/s10841-013-9563-y.
- Rensch, B. 1938. Some problems of geographical variation and species formation. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, 150: 275–85.
- Schauble, C. S. 2004. Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii*. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 82, 39–56.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Why Is Animal Size so Important?* Cambridge, Cambridge University Press.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- Scott, D. E. 1994. The effect of larval density on adult demographic traits in *Ambystoma opacum*. *Ecology*, 75: 1383-1396.
- Seglie, D.; Roy, D. y Giacoma, C. 2010. Sexual Dimorphism and Age Structure in a Population of *Tylototriton verrucosus* (Amphibia: Salamandridae) from the Himalayan Region. 2010 by the American Society of Ichthyologists and Herpetologists DOI: 10.1643/CG-08-218.
- Semlitsch, R. D. y Wilbur, H. M. 1988. Effects of pond drying time on metamorphosis and survival in the salamander *Ambystoma talpoideum*.



- Copeia, 978-983.
- Semlitsch, R. D. 1987. Paedomorphosis in *Ambystoma talpoideum*: effects of density, food, and pond drying. *Ecology*, 68: 994-1002.
- Skelly, D. K. 1992. Field evidence for a cost of behavioral antipredator response in a larval amphibian. *Ecology*, 73: 704-708.
- Smith, D. C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: effect of size and date at metamorphosis. *Ecology*, 68: 344-350.
- StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com.
- Stearns, S. C. y J. C. Koella. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution*, 40: 893-913.
- Stillwell R. C. 2010. Are latitudinal clines in body size adaptive? *Oikos*, 119: 1387- 1390.
- Taigen, T. L. y Pough, F. H. 1985. Metabolic correlates of anuran behavior. *American Zoologist*, 25: 987-997.
- Terribile L. C., Olalla-Tárraga, M. Á., Diniz-Filho, J. A. F. y Rodríguez, M. Á. 2009. Ecological and evolutionary components of body size: geographic variation of venomous snakes at the global scale. *Biol. J. Linn. Soc.*, 98: 94-109.
- Toft, C. A. 1981. Feeding ecology of Panamanian litter anurans: patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology*, 15: 139-144.
- Toledo, L. F., Britto, F. B., Araújo, O. G. S., Giasson, L. M. O. y Haddad, C. F. B. 2006. The occurrence of *Batrachochytrium dendrobatidis* in Brazil and the inclusion of 17 new cases of infection. *South American Journal of Herpetology*, 1: 185-191.
- Twedt, D. J., Wilson, R. R., Henne-Kerr, J. L. y Hamilton, R. B. 1999. Impact of forest type and management strategy on avian densities in the Mississippi Alluvial Valley, USA. *For. Ecol. Manag.*, 123: 261-274.
- Vences, M.; Glaw, F. y Böhme, W. 1998. Evolutionary correlates of microphagy in alkaloid-containing frogs (Amphibia: Anura). *Zool Anz*, 236: 217-230.
- Wells, K. D. 2007. The ecology and behaviour of amphibians. University of



Chicago Press. Chicago

- Werner, E. 1986. Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. *The American Naturalist*, 128: 319-341.
- White, E. P.; Ernest, S. K.; Kerkhoff, A. J. y Enquist, B. J. 2007. Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 22: 323-30.
- Wilbur, H. M. y Collins, J. P. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science*, 182, 1305-1314.
- Woolbright, L L. 1983. Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibia. *American Naturalist*, 121: 110-119.
- Zhang, L. X. y Lu, X. 2013. Sexual size dimorphism in anurans: ontogenetic determination revealed by an across-species comparison. *Evolutionary Biology*, 40: 84-93.



4.6 ANEXO II

Tabla I. Estadística descriptiva de las variables morfológicas de los 545 individuos, pertenecientes a las 10 especies, capturados mediante las trampas de caída en ambos ambientes. LHC: Longitud total del cuerpo. TF: Longitud tibio-fibula. AC: ancho de la cabeza.

		Bosque Atlántico			Monocultivo Forestal		
		Media	DE	n	Media	DE	n
Odontophrynus americanus	LHC Hembras	40.51	7.9	9	55.68	7.15	5
	Machos	43.92	4.3	17	51.13	4.71	9
	Juveniles	21.09	3.11	16	27.52	10.3	9
	Peso Hembras	9.08	4.24	9	19.64	5.36	5
	Machos	11.04	3.15	17	15.13	1.61	9
	Juveniles	1.36	0.2	16	3.9	6.7	9
	TF Hembras	48.9	9.52	9	58.72	5.76	5
	Machos	52.94	5.35	17	55.31	2.98	9
	Juveniles	26.65	2.13	16	29.23	16.6	9
	AC Hembras	17.31	3.44	9	22.76	1.73	5
	Machos	18.91	1.88	17	18.01	2.4	9
	Juveniles	9.36	0.46	16	10.48	6.07	9
Elachistocleis bicolor	LHC Hembras	32.31	1.82	6	32.45	2.2	44
	Machos	29.12	6.87	5	28.42	2.69	37
	Peso Hembras	3.1	0.94	6	4	3.9	44
	Machos	2.34	1.55	5	2.41	0.73	37
	TF Hembras	31.73	7.36	6	33.05	3.44	44
	Machos	30.36	4.47	5	30.15	3.26	37
	AC Hembras	7.16	0.9	6	7.57	0.77	44
	Machos	7.43	1.47	5	7.09	0.78	37
Physalaemus cuvieri	LHC Hembras	30.95	2.58	116	30.77	2.13	30
	Machos	30.03	1.98	124	30.44	1.97	32
	Peso Hembras	3.03	0.8	116	3.12	0.65	30
	Machos	2.77	0.78	124	3.14	0.62	32
	TF Hembras	43.98	4.24	116	44.3	3.32	30
	Machos	43.69	2.98	124	44.62	3.18	32
	AC Hembras	9.05	1.14	116	8.78	1.58	30
	Machos	9.1	1.58	124	9.26	0.65	32
Leptodactylus mystacinus	LHC Hembras	54.14	12.38	6	44.89	9.47	3
	Machos	57.99	4.44	5	52.92	5.82	4
	Peso Hembras	14.42	6.22	6	7.65	3.89	3
	Machos	20.7	10.2	5	12.83	3.59	4



	TF Hembras	66.32	15.4	6	59.33	11.57	3
	Machos	67.17	7.68	5	69.04	3.92	4
	AC Hembras	17.36	3.58	6	16.15	3.21	3
	Machos	19.07	1.33	5	18.25	1.16	4
<i>L. elenae</i>	LHC Hembras	44.73	4.02	6	45.08	7.97	6
	Peso Hembras	7.48	0.76	6	9.18	3.75	6
	TF Hembras	64.11	9.68	6	59.13	6.61	6
	AC Hembras	15.67	1.29	6	14.64	2.96	6
<i>L. latrans</i>	LHC Juveniles	39.75	12.68	35	31.6	0	1
	Peso Juveniles	8.77	8.54	36	15	11	3
	TF Juveniles	46.76	12.91	35	43.8	0	1
	AC Juveniles	12.9	6.15	35	1.05	0	1
<i>Rhinella ornata</i>	LHC Hembras	22.13	1.05	6			
	Machos	25.59	3.95	6			
	Juveniles	23.44	0.66	2			
	Peso Hembras	1.25	0.42	6			
	Machos	1.45	0.5	6			
	Juveniles	1.35	0.21	2			
	TF Hembras	28.47	2.59	6			
	Machos	31.3	4.75	6			
	Juveniles	32	6.18	2			
	AC Hembras	8.87	1.14	6			
	Machos	8.7	1.2	6			
	Juveniles	8.11	1.52	2			
<i>R. schneideri</i>	LHC Juveniles	25.78	0	1			
	Peso Juveniles	1.7	0	1			
	TF Juveniles	29.62	0	1			
	AC Juveniles	10.39	0	1			
<i>L. fuscus</i>	LHC Hembras	29.64	0	1			
	Peso Hembras	2.2	0	1			
	TF Hembras	45.83	0	1			
	AC Hembras	8.78	0	1			
<i>P. avelinai</i>	LHC Machos	30.52	0	1			
	Peso Machos	2.6	0	1			
	TF Machos	44.85	0	1			
	AC Machos	10.28	0	1			



CONCLUSIONES GENERALES

- En este trabajo se registró el 61.76 % de las especies citadas para el Bosque Atlántico Interior de Misiones, incluyendo a las especies *Proceratophrys avelinoi*, *Aplastodiscus perviridis*, *Hypsiboas faber* e *Itapotihyla langsdorffii*, endémicas del Bosque Atlántico de Misiones.

- Las técnicas de muestreo utilizadas resultaron ser complementarias, ya que las trampas de caída permitieron la captura de especies terrestres (familias Bufonidae, Cyclorhampidae, Microhylidae y Leptodactylidae), mientras que las transectas auditivas registraron la mayoría de los Hylidos. La técnica de muestreo larval resultó ser muy eficiente, en la relación número de individuos (en consecuencia, esfuerzo de muestreo) y riqueza específica acumulada.

- La riqueza de anuros del Bosque Atlántico fue mayor durante los meses de enero y octubre, en coincidencia con las temperaturas más altas para la región, y no se relacionó con las precipitaciones.

- El mayor registro de abundancia de anuros del Bosque Atlántico se dio durante los meses que estas especies comienzan o tienen actividad reproductiva, como septiembre-octubre y enero-febrero. El 88.3% de la abundancia registrada correspondió a especies con reproducción explosiva (*Odontophrynus americanus* y *Elachistocleis bicolor*) o que su actividad reproductiva está íntimamente asociada a las precipitaciones (*Physalaemus cuvieri*).

- La abundancia de anuros se relacionó de manera diferencial con la temperatura y las precipitaciones, de acuerdo al ambiente (BA y MF) y el estadio de los individuos (larvas o adultos).

- En el Bosque Atlántico, la abundancia de individuos



adultos se relacionó de manera significativa con el volumen de precipitación acumulada. Entre los 100 y 200 mm mensuales se registró la mayor cantidad de individuos, sin embargo por debajo y encima de estos valores, la abundancia de anuros adultos no se relacionó con la precipitación. Este resultado sugiere que el clima subtropical de la zona, sin déficit hídrico y con tormentas muy fuertes y prolongadas, podría influir en el cese de actividades de los anuros, ya sea de reproducción y/o de vocalización.

- Existió una diferencia en la abundancia de larvas, entre el BA y el MF, siendo ésta menor para el ambiente de MF. Además, la abundancia de larvas se relacionó de manera negativa con la temperatura, en un ambiente con alto grado de insolación de los cuerpos de agua como es el MF. Altas temperaturas en el agua, se reflejan en un acortamiento del hidroperiodo y en un aumento del riesgo de mortalidad por desecación.

- La diversidad alfa fue mayor en el ambiente de BA que en el MF, tanto para la comunidad de anuros del microhabitat terrestre como del microhabitat acuático.

- La especie más abundante del BA fue *Physalaemus cuvieri* mientras que en el MF fue *Elachistocleis bicolor*. La estructura jerárquica de la distribución de abundancias de las especies, cambió de un ambiente a otro, indicando que todas las especies se vieron afectadas en algún grado por la transformación del hábitat.

- Se observó la presencia de especies raras, o especialistas, únicamente para el Bosque Atlántico y no para el Monocultivo Forestal. La influencia del disturbio de este último ambiente produjo una simplificación del sistema lo que se refleja en un empobrecimiento estructural de la comunidad.

- Los cuerpos de agua del Bosque Atlántico albergaron ocho especies exclusivas pertenecientes a la familia Hylidae, que no fueron



encontradas ni en el microhabitat terrestre ni en los cuerpos de agua del Monocultivo Forestal. Los resultados sugieren que los requerimientos de habitat para la reproduccion (cuerpos de agua con hidroperiodos largos y estables) de esta familia de anuros, no se encuentran presentes en el ambiente del MF.

- El cambio en la composición de especies del hábitat terrestre se produce exclusivamente por un patrón de anidamiento. Esto refleja que las plantaciones de Monocultivo Forestal resultan en una pérdida de especies para la comunidad de anuros terrestres o de hojarasca del Bosque Atlántico. Sólo una parte del ensamble de anuros habita las plantaciones de MF, y esta reducción en la riqueza de especies sugiere que algunas especies, posiblemente especialistas de habitat, son excluidas en este uso de la tierra.

- Las variables del habitat más influyentes en la distribución de las especies en ambos ambientes estuvieron relacionadas, en mayor o menor medida, con la disponibilidad y persistencia del agua en el sitio, indispensable para la reproducción.

- Las especies más resistentes a los cambios introducidos por las plantaciones de *Pinus taeda* fueron *Leptodactylus mystacinus*, *L. elenae*, *Odontophrynus americanus* y *Elachistocleis bicolor*. Especies que ponen sus huevos en mesas de espuma en depresiones de la tierra (*Leptodactylus mystacinus* y *Lep. elenae*) y/o en fondos barrocos (*Odontophrynus americanus*).

- La especie *O. americanus* presentó diferencias en el tamaño corporal entre ambientes, tanto para el LHC como para el peso, siendo que los individuos experimentaron un aumento de su tamaño en el ambiente de MF. Los machos aumentaron aproximadamente un 10% de su tamaño corporal, mientras que las hembras lo hicieron un 35%. Distintas fuentes causales pueden producir estas diferencias, entre las que se incluyen la disponibilidad de alimento, la predacion durante el



estadio larval, y la diferenciación del nicho trófico entre sexos.

- En la especie *E. bicolor* se observó SSD, ya que las hembras incrementaron su tamaño corporal para las variables analizadas, sólo en el ambiente del Monocultivo Forestal. Sin embargo, es posible que la diferencia observada para el SSD se dé en ambos ambientes, y nuestros resultados no hayan sido capaces de reflejarlo debido al bajo tamaño de la muestra de individuos de esta especie colectados para el Bosque Atlántico de Misiones.

- En los futuros estudios de diversidad de anuros del Bosque Atlántico de Misiones recomendamos la utilización de la técnica de las trampas de caída. Las TC a pesar de ser más costosas en tiempo, dinero y esfuerzo permiten obtener datos certeros sobre las abundancias, si los individuos son marcados como en este caso, permitiendo ir un paso más allá sobre el análisis de la comunidad, y complejizar el estudio sobre su diversidad.

- En los futuros inventarios de la riqueza de especies de anuros del Bosque Atlántico de Misiones recomendamos la utilización de la técnica de muestreo larval. Esta técnica muchas veces desestimada, resultó ampliamente efectiva. Con poca inversión de tiempo y recursos (ej., copo), se obtuvieron los valores más altos de especies registradas y especies exclusivas de la técnica. Muchas veces la identificación de las especies de anuros en estadios larvales resulta tediosa. Sin embargo, para las especies del BA contamos con buenas guías (Rossa-Feres *et al.*, 2006; Lynch *et al.*, 2011) que permiten incorporar esta técnica como una herramienta clave y confiable para el estudio de los anuros del BA. Esta técnica podría realizarse con mayor probabilidad de éxito, durante los meses de enero y octubre, cuando la riqueza observada es más elevada.

Actualmente, la comunidad científica a nivel global se encuentra dividida en cuanto a los efectos que producirían los Monocultivos



Forestales sobre la diversidad biológica. Existen trabajos que muestran que la diversidad biológica existente en los Monocultivos Forestales ha empobrecido (Hartley 2002), es marginalmente diferente (Ratsirarson *et al.*, 2002) o es inesperadamente elevada (Chey *et al.*, 1997). Esta discrepancia en los estudios se debe, en gran medida a que no existe una respuesta sencilla a la cuestión de si los Monocultivos Forestales son compatibles con los objetivos de conservación de la biodiversidad. Para responder a esta pregunta, y para determinar si "plantaciones forestales y biodiversidad" son de hecho un oxímoron o una oportunidad (Brockhoff *et al.*, 2008), es necesario considerar numerosos factores que varían sustancialmente entre lugares y países, y que finalmente determinan los efectos probables sobre la biodiversidad (por ej. tipo de uso de la tierra que precedió, especies de árboles involucradas, cómo y con qué propósito se maneja la plantación). Por otro lado, los resultados dependerán del taxón de estudio, sus requerimientos de hábitat, su capacidad de dispersión y su tolerancia al stress. Específicamente, para las comunidades de anuros de Argentina, no existen antecedentes sobre el efecto que los Monocultivos Forestales producen sobre la comunidad. Si bien a nivel global no hay un consenso generalizado sobre el mismo, nuestros resultados muestran que cuando se trata de la comunidad de anuros del Bosque Atlántico de Misiones se produce una drástica alteración de la composición y estructura de la comunidad, reflejado por la disminución de la riqueza y abundancia de especies, como también por la pérdida de especies especialistas de hábitat. Los Monocultivos Forestales del norte de Misiones pueden funcionar como "puentes" o "corredores" entre áreas mejor conservadas, para otros taxones, como grandes vertebrados y aves (De Angelo *et al.*, 2013; Morato *et al.*, 2016). Sin embargo esta función de los Monocultivos Forestales, muchas veces exacerbada, claramente no es propicia para un grupo como los anuros, que se caracterizan por transcurrir su fase terrestre en un pequeño "home range". Adicionalmente, nuestros resultados reflejan que los cuerpos de agua de los Monocultivos Forestales no son idóneos para la



reproducción de muchas especies. Aún así, aquellas especies que son resistentes a la degradación del habitat producida por los Monocultivos, como *Elachistocleis bicolor* y *Odontophrynus americanus* encuentran amplios beneficios en este ambiente, reflejado en el incremento de su tamaño corporal.

Perspectivas futuras

Se propone profundizar sobre los procesos y mecanismos que determinan la respuesta de los anuros a la degradación del habitat en el Bosque Atlántico de Misiones, utilizando un enfoque experimental de nicho termico.

Mediante la utilización de termografía infrarroja se espera determinar el rango de tolerancia térmica de los estadios larvales de anuros del Bosque Atlantico, estableciendo sus límites de temperatura y curvas de estrés térmico. También se plantea comparar los límites de tolerancia térmica y las curvas de respuesta en especies de anuros generalistas (presentes en BA y MF) y especialistas (restringidas al BA). Esto permitiría dar una respuesta mecanicista a las diferencias en diversidad observadas en sitios degradados en relación al bosque nativo, como también proponer medidas de manejo que incrementen la aptitud de los sitios de reproducción en áreas degradadas.



Índice de Tablas

Tabla I. Especies registradas con TC, ML y TBA	41
Tabla II. Abundancias total y relativas registradas con TC y ML	44
Tabla III. Relación entre temperatura y riqueza y abundancia total	47
Tabla IV. Relación entre la precipitación y riqueza y abundancia total	48
Tabla V. Riqueza y abundancia de especies para el BA y el MF	93
Tabla VI. Valores de q0, q1 y q2 para el microhabitat terrestre	95
Tabla VII. Valores de q0 para el microhabitat cuerpos de agua	98
Tabla VIII. Valores de disimilitud β	101
Tabla IX. Valores de la media, rango y desvío para variables de estructura de la vegetación del BA y MF	103
Tabla X. Valores de la media, rango y desvío estándar para variables de los cuerpos de agua del BA y MF	103
Tabla XI. Coeficientes de correlación para variables de caracterización del hábitat	106
Tabla XII. Mecanismos de selección contra tamaño corporal grande (tomado de Blanckenhorn, 2000)	123
Tabla XIII. MANOVA para variables morfológicas	131
Tabla XIV. ANOVAs univariantes para las cinco especies analizadas	132
Tabla XV. MANOVA SSD para variables morfológicas	134
Tabla XVI. ANOVAs univariantes SSD para las cinco especies analizadas	135

Índice de Figuras

Figura 1. Localización del Bosque Atlántico de Sudamérica	2
Figura 2. Subdivisiones del Bosque Atlántico de Sudamérica	3
Figura 3. Distrito de Palo Rosa y Palmito	5
Figura 4. Proceso de degradación del Bosque Atlántico	6
Figura 5. <i>Aplastodiscus perviridis</i>	9
Figura 6. <i>Hypsiboas faber</i>	9



Figura 7. <i>Itapothyia langsdorffii</i>	9
Figura 10. Área de estudio y sitios de muestreo	13
Figura 11. Bosque Atlántico de Misiones	14
Figura 12. Plantaciones de Monocultivo Forestal	14
Figura 13. Esquema de un sitio de muestreo	15
Figura 14. Esquema de una batería de trampas de caída	16
Figura 15. Batería de trampas de caída	17
Figura 16. Esquema de una transecta auditiva	18
Figura 17. Sitios de muestreo del BA y MF	33
Figura 18. Curvas de temperatura y humedad	39
Figura 19. Precipitaciones medias mensuales	40
Figura 20. Variación mensual de la riqueza de especies	43
Figura 21. Abundancia relativa de individuos por familia	45
Figura 22. Variación mensual de la abundancia absoluta	46
Figura 23. Regresiones entre precipitación mensual y abundancia	48
Figura 24. Variación mensual en el número de individuos por estadio	49
Figura 25. Variación mensual en la proporción de sexos	50
Figura 26. Variación mensual de las poblaciones más abundantes	51
Figura 27. Variación mensual de <i>Physalaemus cuvieri</i>	52
Figura 28. Variación mensual de <i>Odontophrynus americanus</i>	53
Figura 29. Variación mensual de <i>Elachistocleis bicolor</i>	54
Figura 30. Variación mensual de <i>L. mystacinus</i> y <i>R. ornata</i>	55
Figura 31. Variación mensual de los registros de ML y TBA	56
Figura 32. Sistemas biológicos a distintas escalas (tomado de Noss ,1990)	76
Figura 33. Cobertura del dosel y cuerpos de agua de BA y MF	81
Figura 34. Esquema de las diversidades alfa y beta	83
Figura 35. Curvas de cobertura de la muestra del microhabitat terrestre	94
Figura 36. Perfil de diversidad de anuros del microhabitat terrestre	95
Figura 37. Distribuciones de rango-abundancia del microhabitat terrestre	96
Figura 38. Curvas de cobertura de la muestra microhabitat cuerpo de agua	97



Figura 39. Medida de diversidad q_0 del microhabitat cuerpo de agua	98
Figura 40. Distribuciones de rango-abundancia de los cuerpos de agua	99
Figura 41. Diagrama de composición de especies	100
Figura 42. Curvas de diversidad beta para el microhabitat terrestre	102
Figura 43. Curvas de diversidad beta para el microhabitat cuerpo de agua	102
Figura 44. NMDS, segregación entre los sitios	104
Figura 45. NMDS, especies registradas en función de los sitios	105
Figura 46. Medidas morfológicas registradas	130
Figura 47. Variación de LHC, peso, TB y AC entre especies	133
Figura 48. Variación de LHC y peso entre sexos	136
Figura 49. Variación de sexo dentro de especies por ambiente	137

